ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

VERSAILLES. — SOCIÉTÉ ANONYME DES IMPRIMERIES GÉRARDIN

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

HISTOIRE NATURELLE — MORPHOLOGIE — HISTOLOGIE
ÉVOLUTION DES ANIMAUX

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

HENRI de LACAZE-DUTHIERS
MEMBRE DE L'INSTITUT DE FRANCE
PROFESSEUR A LA SORBONNE
FONDATEUR ET DIRECTEUR DES LABORATOIRES DE ROSCOFF ET DE BANYULS-SUR-MER

G. PRUVOT ET E.-G. RACOVITZA

TROISIÈME SÉRIE
TOME NEUVIÈME
1901

PARIS
LIBRAIRIE C. REINWALD
SCHLEICHER FRÈRES, ÉDITEURS
15, RUE DES SAINTS-PÈRES, 15

Tous droits réservés

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

H. DE LACAZE-DUTHIERS
Membre de l'Institut,
Fondateur des Archives et des Laboratoires de Roscoff et Arago.

G. PRUVOT ET E. G. RACOVITZA

3e SÉRIE, T. IX NOTES ET REVUE N° 1.

I

LES POISSONS DISTINGUENT-ILS LES COULEURS ?

par N. ZOLOTNITSKY

Vice-Président de la Section Ichtyologique de la Société Impériale d'Acclimatation à Moscou.

De nombreuses observations ont été faites et bien des opinions ont été émises sur le point de savoir si les poissons peuvent distinguer les sons, s'ils possèdent le sens de l'odorat très développé ou même s'ils jouissent de la faculté du sommeil, ce qui a donné lieu à de nombreuses controverses. Mais sur cette question : *Les poissons distinguent-ils les couleurs ?* je n'ai rien lu ni rien entendu dire. Il semble que tous les auteurs aient refusé cette faculté aux poissons, et ceux même qui se sont montrés le plus disposés à l'admettre en faveur des autres animaux et qui citent comme preuve toutes sortes d'insectes et d'oiseaux ont glissé légèrement sur la possibilité de l'existence de cette aptitude chez les poissons et n'ont fait sur elle aucune observation. On peut néanmoins se dire qu'il serait monstrueux d'admettre que la nature, toujours si prévoyante, ait refusé de doter les poissons aussi généreusement que le reste des créatures. Mais cette considération *a priori* n'est pas suffisante.

17991

C'est le hasard qui m'a mis à même d'étudier l'aptitude des poissons à discerner les couleurs. J'avais dû placer temporairement de jeunes Macropodes dans un aquarium où se trouvaient des Télescopes et divers autres poissons. Craignant qu'ils n'eussent l'idée d'attaquer les yeux des Télescopes, j'exerçai une grande surveillance. Or, un soir que j'observais les allures de mes hôtes, je remarquai avec intérêt qu'un Télescope était obstinément poursuivi par deux Macropodes qui ne cessaient de lui tirailler les nageoires. Le corps du Télescope était complètement blanc, mais ses nageoires, d'un rouge sang, semblaient les attirer d'une façon manifeste. Quelle pouvait en être la cause ? S'agissait-il d'une femelle en train de frayer ? Ce Télescope était alors très gonflé, et les Macropodes qui, comme tous les poissons, sont friands de frai, ne nageaient-ils pas à sa suite pour s'emparer plus tôt de cette proie facile et agréable ? Mais dans ce cas, pourquoi le Macropode saisissait-il le Télescope aussi bien par les nageoires pectorales que par la caudale ? Ces poursuites ne durèrent pas seulement toute la soirée, mais encore le lendemain et le soir qui suivit ; le pauvre Télescope en était tout fatigué, et il ne trouvait de répit que lorsqu'il parvenait à se cacher dans une touffe de plantes. Alors une idée jaillit dans mon esprit : après tout, me disais-je, les Macropodes ne prendraient-ils pas les nageoires des Télescopes, à cause de leur couleur rouge, pour des larves de Chironomes ou pour quelqu'autre chose de comestible, ce qui était d'autant plus probable que ces nageoires avaient à peu près la même couleur que les larves de Chironomes[1] ? Cette raison pouvait aussi m'expliquer l'indifférence des Macropodes pour les autres Télescopes, qui se trouvaient dans l'aquarium et généralement pour tous les poissons dont les nageoires étaient blanches ou tout à fait transparentes. Je me rappelai alors une autre observation que j'avais faite par hasard, c'est que le poisson préfère le ver de fumier rouge, qui vient en temps de pluie, aux vers blancs ou gris. Nul doute que la couleur ne les attire, telle est la conclusion que j'en tirai.

Pour contrôler mon hypothèse, je fis l'expérience suivante : Je pris des fils de laine de couleur différente et de la grosseur d'un ver, je les coupai en morceaux de la longueur des larves de Chironomes et

[1] Ces larves, qu'on nomme en russe *Motyl* (*Chironomus plumosus*) ont l'apparence de vers rouge sang translucides et se trouvent en grande quantité dans la vase des rivières, étangs et ruisseaux ; c'est la meilleure nourriture qu'on puisse donner à des poissons d'aquarium.

les collai successivement à la glace de l'aquarium. Je commençai par les verts, les poissons n'y firent aucune attention et passaient outre en nageant, comme s'ils n'existaient pas; alors, je les remplaçai par les blancs, même résultat. Lorsque je présentai les jaunes, les poissons s'arrêtèrent en passant, et quelques-uns des plus voraces s'efforcèrent de les saisir. Mais lorsque j'eus mis les morceaux rouges, surtout ceux dont la couleur ressemblait le plus aux larves, tous les poissons se précipitèrent, dans une grande agitation, et se jetèrent avec avidité contre la paroi de verre, ouvrant de grandes gueules et s'efforçant d'attraper les morceaux de laine. Les Tanches surtout se distinguaient par leur convoitise en essayant sans cesse de saisir ces pseudo-vers et venaient se heurter le museau contre la glace de l'aquarium. Je fis encore d'autres expériences avec des fils de coton de la même grosseur et diversement colorés, mais à l'inverse de la première expérience, je ne les collai pas à un seul endroit sur le verre, ni les uns contre les autres, en intervertissant les couleurs et en les plaçant successivement ; je les mis tous à la fois par groupes de même teinte. Je tirai de cette expérience les conclusions suivantes :

1° Que tous les poissons ont une préférence marquée pour la couleur rouge, aussi bien les poissons carnassiers que les autres, mais principalement ceux qui sont accoutumés à se nourrir de larves de Chironomes, et qui, pour cette raison, savent que les objets colorés en rouge représentent une pâture à leur goût.

2° Que les poissons qui ont faim se rendent plus souvent auprès de ces morceaux de laine et de ces fils que ceux qui viennent de recevoir de la nourriture et qui, par conséquent, sont rassasiés.

Dans les expériences suivantes, je changeai la forme de vers que j'avais donnée à ces fils de laine et de coton et je la remplaçai par d'autres dispositions, si bien qu'à la fin, je collai simplement contre le verre des morceaux de papier de différentes couleurs, mais en donnant la préférence aux teintes bien tranchées, et le résultat demeura le même. Plus tard, me basant sur l'hypothèse admise, je commençai, dans l'intérêt de mes expériences, à nourrir mes poissons avec du pain blanc ou des pains à cacheter. Habitués aux larves de Chironomes, ils prirent au début cette nourriture avec répugnance, mais peu à peu ils se familiarisèrent avec elle et la mangèrent même avec autant d'appétit que les larves. Lorsqu'ils furent bien habitués à cette nourriture, je collai sur le verre de petits morceaux de papier ou des fils de laine de couleur blanchâtre, ressemblant au pain, et le

résultat fut qu'ils s'approchèrent en nageant des petits morceaux de papier blanc, comme ils l'avaient fait pour le papier rouge, et ils s'efforcèrent de même de les avaler. Il est vrai qu'ils n'y mettaient pas autant d'avidité que s'il se fût agi de fils rouges, mais je m'explique sans peine ce manque d'empressement : mes poissons sans doute se souvenaient encore de la nourriture rouge et peut-être la trouvaient-ils plus savoureuse. Il me semble que ces expériences démontrent clairement que les poissons distinguent les couleurs. Je ne fis cependant pas l'expérience avec de la nourriture verte, ce m'eût été assez difficile, parce que les aquariums étant remplis de plantes vertes, les poissons savent très bien que les objets de cette couleur ne représentent pour eux aucun aliment. Mais je reste convaincu que si on laissait jeûner sérieusement les poissons voraces tels que les Carpes, les Carassins, les Tanches et même les poissons dorés, ils mangeraient les plantes avec avidité, et dans la suite se précipiteraient aussi sur les fils de laine verte. En tous cas, il serait à souhaiter qu'on fît cette expérience, et je suis convaincu qu'elle offrirait une confirmation nouvelle de la thèse que je soutiens. On pourrait renouveler cette expérience avec d'autres poissons, avec ceux, par exemple, comme la Brême, le Gardon, la Vandoise, que les pêcheurs amorcent avec des Sauterelles, de l'avoine verte et, mieux encore, avec de simples plantes aquatiques.

Des amateurs de pêche à la ligne m'ont affirmé qu'on prenait très facilement ces poissons au moyen de la conferve (*Spirogyra rivularis*), qu'on appelle en Russie « chelkownik », ainsi qu'avec d'autres espèces de *Cladophora*. Dans ce cas, les poissons choisissent de préférence les exemplaires les plus jeunes et de couleur vert clair, qui sont les plus tendres et les plus succulents, et dédaignent ceux qui sont de couleur foncée, parce qu'étant plus vieux ils sont coriaces et offrent une nourriture plus grossière. Ceci est une preuve nouvelle que les poissons distinguent parfaitement les couleurs. Les mêmes amateurs de pêche m'ont également rapporté que certains pêcheurs, dans le but de prendre plus facilement du poisson avec de la mie de pain, teignent avec du minium les boulettes fixées à l'hameçon, car ils ont observé la prédilection que marquent les poissons pour cette couleur. Enfin, ils m'ont dit aussi qu'à défaut de Sauterelles ou de plantes aquatiques (Algues), ils fixent simplement des feuilles ou de petits morceaux d'un objet vert aux hameçons, et qu'ainsi, trompés par la couleur, les poissons se laissent prendre facilement.

N'est-ce pas encore une preuve que les poissons distinguent les couleurs ?

Enfin, ne peut-on pas donner aussi comme preuve le fait que les Truites se prennent avec des mouches artificielles qui leur rappellent des insectes de différentes couleurs ? Cependant, ces mouches, faites avec des plumes ou des poils teints, n'offrent absolument rien de comestible et n'ont pas le fumet d'un insecte vivant ; les Truites, néanmoins, s'y laissent prendre, et la pêche est d'autant meilleure que les mouches sont plus bigarrées. Qu'est-ce qui peut donc attirer la Truite si ce n'est la couleur ? Les larves de Chironomes ne se trouvant pas facilement dans le commerce, un marchand d'articles de pêche de Moscou a eu naguère l'idée, m'a-t-on dit, de fabriquer des vers artificiels en gélatine qui les imitent dans la perfection ; ils sont teints en rouge, et l'on constate que les poissons les acceptent aussi volontiers et s'y laissent prendre tout comme si de vraies larves étaient attachées à l'hameçon. Je suis donc en droit de poser cette question :

Qu'est-ce qui peut attirer les poissons si ce n'est la couleur, car le sens de l'odorat qui est, comme on le sait, fort développé chez les poissons, leur aurait indiqué que ces appâts sont artificiels ?

II

NOTICE PRÉLIMINAIRE SUR LES ÉPONGES RECUEILLIES PAR L'EXPÉDITION ANTARCTIQUE BELGE

par E. Topsent
Chargé de cours à l'École de médecine de Rennes.

Des diverses opérations de la *Belgica* dans l'Antarctique, neuf (presque exclusivement des pêches aux fauberts) ont fourni des Spongiaires. M. E. Racovitza, le distingué naturaliste de l'expédition, les recueillit avec le plus grand soin. Son amitié me valut ensuite, de la part de la Commission de publication, l'honneur d'être chargé d'en entreprendre l'étude.

En attendant le mémoire accompagné de planches qui doit lui être

consacré, je crois bon de faire, dès maintenant, connaître sommairement dans ce recueil cette collection si intéressante en raison de sa provenance.

Je vais d'abord procéder à l'énumération des espèces rencontrées, en traçant les principaux caractères de celles qui sont nouvelles.

Toutes ont été obtenues au cours de la dérive de la *Belgica*, entre 70° et 71° 48' de latitude Sud et entre 81° et 92° de longitude Ouest (de Greenwich), par des profondeurs, assez uniformes, de 400 à 569 mètres.

I. Calcarea

Leucosolenia Lamarcki Hæckel.
Leucandra microraphis (Hæckel) Dendy.

II. Monaxonida

Halichondria panicea (Pallas) Johnston.
Petrosia variabilis Ridley.

Reniera Dancoi, n. sp. — Éponge subcylindrique, blanchâtre, molle, villeuse. Oscules assez grands, latéraux. Lignes primaires du squelette longues et grêles, 3 ou 4-spiculées, dépassant la surface; lignes secondaires courtes, 1 ou 2-spiculées. Pas de spongine. *Oxes* légèrement courbes, peu fusiformes, à pointes assez brèves : dimensions, 615 à 630 μ sur 18 à 20.

Reniera altera, n. sp. — Éponge massive, globuleuse, jaune blanchâtre, molle, à surface inégale, trouée, finement hispide. Squelette en réseau, 1 ou 2-spiculé, avec de faibles liens de spongine incolore aux entrecroisements. *Oxes* peu fusiformes, à pointes brèves : dimensions, 400 μ sur 12.

Gellius rudis, n. sp. — Éponge massive, globuleuse, grisâtre, ferme mais friable, à surface finement hispide, criblée de trous assez grands (près de 1 millimètre, en moyenne) que revêt l'ectosome membraneux. Un oscule de 6 millimètres de diamètre occupe le sommet du corps.

Oxes robustes, fusiformes, à pointes courtes : dimensions, 480 μ sur

20. *Sigmates* simples, grands et grêles, nombreux ; dimensions, de 40 μ sur 1 à 60 et 70 μ sur 1,5.

Gellius bidens, n. sp. — Sac grisâtre, subcylindrique, spongieux, fragile, long et étroit, à cavité spacieuse, à parois minces, à surface égale, criblée, finement hispide. Un oscule subterminal de 2 millimètres de diamètre. La ressemblance est assez grande avec *G. calyx* Ridley et Dendy ; cependant, le spécimen unique, détaché de son support, n'a pas de pédicelle évident.

Oxes robustes, peu courbés, fusiformes, à pointes coniques acérées ; dimensions, 660 à 700 μ sur 17 à 20. *Sigmates* très abondants, caractéristiques, en C, *à pointes bifides* ; dimensions, 33 μ sur 1,5.

Gelliodes Benedeni, n. sp. — Petite Éponge blanchâtre, globuleuse, percée en son sommet d'un large oscule conduisant dans une cavité axiale et hérissée de prolongements spiculeux rigides et droits qui dépassent la surface de 2 à 5 millimètres et mesurent 0mm3 à 0mm5 d'épaisseur. Squelette formé de fibres spiculeuses dont les radiales se continuent par les solides pointes externes.

Oxes très forts, fusiformes, à pointes acérées ; dimensions, 750 μ sur 35 à 40. *Sigmates* abondants, simples, mesurant 45 à 50 μ de longueur sur 2,8 d'épaisseur.

Desmacidon setifer, n. sp. — Éponge blanc jaunâtre, cylindracée, très molle, à surface villeuse, irrégulière. Oscules larges, peu nombreux, subterminaux. Fibres squelettiques longues, grêles (3-4-spiculées), cassantes, à spongine peu développée.

Oxes fusiformes, légèrement courbés, à pointes acérées ; dimensions, 880 μ à 1 millimètre sur 23 à 30 μ. *Isochèles* grands et nombreux, à dent médiane courte, à dents latérales longues, aplaties, presque parallèles au manubrium ; dimensions, 75 à 100 μ, sur 18 à 20.

Dendoryx incrustans (Johnston) Gray, var. *australis*, n. var. — Cette variété est établie d'après la taille inaccoutumée des *acanthostyles* (longueur, 500 à 600 μ, épaisseur, 16 à 18), les dimensions respectives des microsclères (*isochèles*, 47 μ, *sigmates*, 50) et l'ornementation des *tornotes*, à tige lisse, à bouts portant un mucron aigu et, au-dessous de lui, un petit groupe d'épines plus faibles (longueur, 325 μ, épaisseur, 8 μ).

Lissodendoryx spongiosa (Ridley et Dendy) Topsent, var. *asigmata*, n. var. — Les spicules sont par leur taille et leur conformation très semblables à ceux de *Lissodendoryx spongiosa*. *Styles* lisses, mesurant 715 à 775 μ sur 20. *Tylotes* à extrémités ovales terminées par un bouquet de très fines épines ; dimensions, 380 μ sur 7 à 8. *Isochèles*, nombreux, de 60 à 70 μ de longueur. A noter toutefois l'absence complète de sigmates.

Iophon radiatus, n. sp. — Éponge brun noirâtre, molle, caverneuse, irrégulière. Structure habituelle des *Iophon*. *Tylotes* fusiformes, à bouts ovales couverts de fines épines ; dimensions, 300 à 390 μ sur 5 à 9. *Styles* peu ou point épineux ; dimensions, 550 à 580 μ sur 16 à 20. *Anisochèles* groupés *en rosettes*, à lobe inférieur en éperon aigu, longs de 55 à 70 μ. *Anisochèles* solitaires, plus abondants et plus petits, depuis 17 μ de longueur. *Bipocilles* variables, de forme ordinaire ou présentant de fins denticules sur leur extrémité le moins aplatie ; taille, 8 à 16 μ.

Les affinités de cette espèce avec les *I. chelifer* et *I. abnormalis* de Ridley et Dendy seront discutées prochainement.

Cladorhiza (*Asbestopluma*) *Belgicæ*, n. sp. — Éponge blanche, lisse, en forme de colonne grêle, haute (20 centimètres), un peu renflée vers le bas (les spécimens sont incomplets de ce côté), portant des séries, séparées par des intervalles nus, de rameaux fins verticillés par six, exactement superposés et le plus souvent anastomosés entre eux par leurs terminaisons. Structure des *Cladorhiza*. Axe de la colonne composé de *styles* fasciculés, un peu fusiformes, à pointe courte, à base rétrécie, et mesurant 1mm,4 sur 23 μ. Axe des rameaux fait de *tylostyles* fasciculés ne différant des spicules précédents que par leur base et par leurs moindres dimensions (800 μ sur 12 à 15). Ces tylostyles existent d'ailleurs aussi dans la gaîne charnue qui enveloppe l'axe de la colonne. La portion inférieure, légèrement épaissie, de la colonne est couverte d'un revêtement de *microtylostyles* flexueux, entièrement et finement raboteux, à tête arrondie, à tige à peine fusiforme, à pointe acérée : dimensions moyennes, 200 μ sur 2,5 à 3. Microsclères de deux sortes : *anisochèles* palmés, très petits (12 μ), excessivement abondants ; *sigmates* droits ou contournés, mesurant 33 μ de longueur sur 2 μ d'épaisseur, nombreux.

Suberites antarcticus Carter.

III. Carnosa

Placina trilopha F.-E. Schulze. — Un spécimen à lophotriænes moins ornés que d'habitude. Les *lophotriænes tétralophés* prédominent. Les *triodes* font presque complètement défaut. Les *microcalthropses* ont presque toujours leur quatrième actine réduite à un petit bouton.

IV. Hexactinellida

Caulophacus, sp. — Deux pédicelles tubuleux, dénudés, paraissant avoir appartenu à des *Caulophacus*.

Rossella nuda, n. sp. — Éponge grise, en forme de sac, subcylindrique. Surface lisse, légèrement rude au toucher, trouée de pores nombreux, assez grands, que recouvre l'ectosome mince et transparent.

La charpente fondamentale se compose exclusivement de *diacts* libres.

Autodermalia, surtout des *pentactines* et des *hexactines*, avec quelques *tétractines* ; leurs actines, non pointues, entièrement épineuses, mesurent en moyenne 170 μ de longueur sur 12 μ d'épaisseur à la base.

Autogastralia, seulement des *hexactines* fort semblables aux autodermalia.

Spicules hypodermiques : 1° *diacts*, rares, tangentiels, ne mesurant que $2^{mm}5$ à $3^{mm}5$ de longueur sur 20 μ d'épaisseur ; 2° *oxypentacts*, plus nombreux, mais épars, non saillants ; leurs actines tangentielles, à bouts raboteux, mesurent 500 à 800 μ de longueur sur 20 μ d'épaisseur à la base ; leur actine proximale ne dépasse pas $1^{mm}3$ de longueur.

Microsclères de quatre sortes : 1° *Oxyhexasters* de même type que celles des *Rossella antarctica*, *dubia* et *longispina* et d'un diamètre de 120 μ, souvent réduites à des semi-oxyhexasters, mais non pas à des oxyhexactines. — 2° *Macrodiscohexasters*, caractéristiques, de grande taille (diamètre, assez uniforme, 250 μ) ; rayons principaux, grêles (2 μ), longs de 15 μ, supportant un renflement épais (6 μ), long de 25 μ, d'où émanent deux ou trois rayons terminaux assez minces, souvent raboteux, presque droits, à peine divergents,

surmontés d'un disque réduit à un petit bouton déprimé. — 3° *Microdiscohexasters*, de 40 à 50 μ de diamètre. — 4° *Discohexasters*, de 100 μ de diamètre, semblables aux microsclères homologues de *Rossella dubia* Schulze (*Chall.*, pl. LVII, fig. 10) et de *R. longispina* Ijima.

Rossella Racovitzæ, n. sp. — Sac grisâtre, subcylindrique, à large ouverture. Surface parsemée d'éminences coniques assez basses d'où s'élèvent par petits groupes de longs diacts dressés obliquement vers le haut.

Parenchymalia, seulement des *diacts* libres, longs et grêles.

Autodermalia, mélange de *pentactines* et d'*hexactines* à actines épaisses, obtuses, entièrement couvertes de fines épines; quelquefois, en plus, des *tétractines*.

Autogastralia, seulement des *hexactines*, à actines plus longues que celles des autodermalia et ornées d'épines moins serrées.

Prostalia, des *diacts* atteignant couramment 3 cent. de longueur sur 140 μ d'épaisseur.

Hypodermalia, des *oxypentacts* de taille variable, à actines rugueuses au bout, localisés dans l'ectosome et non saillants au dehors.

Microsclères de quatre sortes : 1° *Oxyhexasters*, de 150 μ de diamètre, de la forme ordinaire, avec les modifications habituelles. — 2° *Macrodiscohexasters*, caractéristiques, de très grande taille (400 μ de diamètre), à rayons principaux présentant une partie basilaire grêle, puis un renflement très accentué, allongé, d'où émanent six longs rayons terminaux assez forts, peu divergents, couverts de petites épines récurvées et couronnés d'un disque denticulé. — 3° *Discohexasters* de même taille que les oxyhexasters et semblables aux discohexasters correspondantes de *Rossella antarctica* (Carter) (*Chall.* pl. LVI, fig. 9). — 4° *Microdiscohexasters* de 75 μ de diamètre, à rayons terminaux nombreux et de deux tailles.

Bathydorus spinosus F.-E. Schulze. — Un seul spécimen, dont la spiculation ne diffère de celle du type que par des détails se résumant ainsi : autogastralia plus faibles, autodermalia un peu plus grands et plus épais.

Rhabdocalyptus australis, n. sp. — Éponge sacciforme, à large

ouverture, protégée par deux sortes de prostalia : 1° *Oxydiacts* lisses, longs de 12 à 25mm, saillants de 8 à 12mm, obliques, ne formant pas de frange périosculaire. — 2° *Oxypentacts* formant un volume autour du corps, à environ 4mm au-dessus de la surface, robustes, à actines *à la fois finement chagrinées et armées de fortes épines recourbées en crochet du côté de leur pointe.*

Parenchymalia, simplement des *diacts* libres, assez longs et grêles.

Autodermalia, mélange de *diactines, tétractines* et *pentactines* à actines plutôt épaisses et entièrement couvertes d'épines assez faibles.

Autogastralia, *hexactines* à actines égales, peu pointues, en partie lisses.

Microsclères : 1° *Discoctasters* de 90 μ de rayon. Les rayons principaux subcylindriques, longs de 27 à 30 μ, épais de 5 μ, portent trois (plus rarement quatre) rayons terminaux droits, très grêles, à peine divergents, surmontés d'un tout petit bouton. — 2° *Oxyhexasters*, de 70 à 80 μ de rayon, très nombreuses. Les rayons principaux, très courts, ne portent que deux rayons terminaux, très divergents, droits, épais de 3 μ à la base, puis graduellement effilés, pointus, finement rugueux. De fréquents passages s'observent de l'oxyhexaster à l'oxyhexactine pure. — 3° *Microdiscohexasters*, probablement très rares (non vues).

Farrea occa (Bowerbank) Carter.

Eurete Gerlachei, n. sp. — Éponge rameuse tubuleuse, à tubes de 8 à 10 millimètres de diamètre avec des parois épaisses de 1mm 5 à 2mm.

Réseau d'*hexacts* sans renflements ni tubercules aux nœuds. Épines éparses, surtout nombreuses sur les actines libres des hexacts en bordure. De nombreux *oxyhexacts* épineux se greffent sur la charpente fondamentale par une de leurs actines : beaucoup aussi restent libres.

Pentacts dermiques et gastriques d'une seule sorte, à actines obtuses, épineuses, la sixième atrophiée, la proximale de même taille que les tangentielles.

Uncinètes nombreux, longs et grêles.

Scopules d'une seule forme, à tige grêle, droite et lisse, pointue d'un côté, renflée de l'autre en un faible tubercule qui porte cinq ou

six (plus rarement quatre) rayons droits, peu divergents, amincis et couronnés d'un tout petit bouton.

Discohexasters à rayons principaux courts (6 μ) portant d'habitude trois rayons terminaux, souvent moins, jamais davantage, divergents, grêles, couronnés d'un petit bouton déprimé.

Chonelasma sp. — Fragments complètement macérés.

Genre Uncinatera, n. g.

Uncinataria sans scopules ni clavules, en forme de coupes sessiles à parois assez minces, plissées comme un filtre, à charpente à mailles larges, solide vers le bas, puis de plus en plus souple et fragile vers le haut. L'ectosome, soutenu par un réseau de grands pentacts, ne suit pas les sinuosités de la surface, mais passe sans s'infléchir au niveau des sillons. Les pores nombreux, larges, inégaux, donnent accès dans des canaux perçant la paroi de part en part.

Uncinatera plicata, n. sp. — Éponge commune dans la région explorée. Ses principaux caractères extérieurs sont indiqués dans la diagnose du genre auquel elle sert de type.

Réseau dictyonal à mailles larges, un peu irrégulières en bas, puis rectangulaires, allongées dans le sens de la hauteur des plis. Pas de renflements au centre des hexacts. Épines généralement peu nombreuses, sauf sur les actines libres, claviformes.

Pentacts dermiques sur un seul rang, en réseau à mailles larges de 0mm7 à 0mm8, polygonales, ordinairement quadrangulaires. Actines tangentielles droites, obtuses, longues de 700 à 750 μ, épaisses de 20 à 30 μ à la base, ornées de tubercules, plus nombreux sur leur face externe que sur leur face interne où ils font même souvent défaut, puis serrés et aigus vers leur pointe. Actine proximale épineuse tout autour, plus courte que les tangentielles.

Pas de spicules gastriques.

Uncinètes de forme banale, nombreux, longs de 3 à 5 millimètres, épais de 18 à 27 μ (sans les barbules).

Discohexasters abondantes, de 60 à 80 μ de diamètre, grêles, à rayons principaux longs de 6 à 7 μ, portant chacun 4, 6, ou 8 rayons terminaux divergents, doucement courbés, couronnés d'un petit bouton discoïde sans crochets visibles.

Des *hexacts* grêles, épineux, variant entre 250 et 400 μ de dia-

mètre, s'accumulent en abondance dans la région inférieure du corps, et, se modifiant progressivement, constituent la base réticulée, lisse, par laquelle l'Éponge s'établit sur son support.

V. Halisarcida

Halisarca ? sp. Un fragment d'Éponge molle, sans squelette, tellement détérioré que la détermination, même purement générique, en reste douteuse.

Au total, par conséquent, vingt-six espèces se répartissant de la manière suivante : deux *Calcarea*, treize *Monaxonida*, une *Carnosa*, neuf *Hexactinellida*, une *Halisarcida*.

Sur le nombre, nous comptons treize espèces nouvelles, dont une représente un genre nouveau, et deux variétés nouvelles d'espèces déjà connues.

L'ensemble est suffisant pour nous permettre d'avancer certaines considérations générales sur la faune antarctique, au moins dans la région explorée par la *Belgica*, et d'établir une comparaison entre elle et la faune arctique. C'est par des comparaisons semblables, portant sur les divers groupes d'animaux recueillis, qu'on appréciera la valeur de la théorie de la bipolarité des faunes.

Déjà, dans une conférence imprimée [1], M. Racovitza a posé en principe qu'il n'existe pas d'espèces d'oiseaux bipolaires.

De son côté, M. R. Kœhler vient de montrer [2] à quel point la comparaison de la faune des Échinides et des Ophiures antarctiques avec les formes arctiques ébranle la théorie en question.

L'étude des Spongiaires aboutit à des conclusions dans le même sens.

D'après la répartition des espèces en groupes, on constate d'abord que les *Monoceratina* et les *Tetractinellida* font défaut.

Pour les *Monoceratina*, le fait n'est pas surprenant parce qu'on sait que ces Éponges se tiennent presque exclusivement dans les mers chaudes du globe et dans des eaux peu profondes. La faune arctique n'en paraît contenir que deux : *Leiosella pulchella* (Bower-

[1] E. G. Racovitza. *La vie des animaux et des plantes dans l'Antarctique*, conférence donnée à la Société royale belge de Géographie, le 22 décembre 1899, Bruxelles, 1900.

[2] R. Kœhler. *Les Échinides et les Ophiures de l'expédition antarctique belge*, Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences, Paris, 10 décembre 1900.

bank) et *Spongelia fragilis* (Montagu) var. *irregularis* Lendenfeld.

Les *Tetractinellida*, au contraire, peuvent se rencontrer dans tous les océans et par les profondeurs les plus variables. Elles se montrent, en général, plus communes au voisinage des continents. La faune arctique en comprend à notre connaissance huit espèces [1] : *Tetilla geniculata* Marenzeller, *T. polyura* Schmidt, *Craniella cranium* (Müller), *Thenea muricata* (Bowerbank), *Stryphnus fortis* (Vosmaer), *Geodia Barretti* Bowerbank, *Geodia simplex* Schmidt et *Sydonops piriformis* Vosmaer. Deux d'entre elles, *Thenea muricata* et *Craniella cranium* sont même fort répandues et se rencontrent en grande abondance dans certaines localités. La faune subantarctique n'en est point non plus dépourvue. Sollas a décrit neuf Choristides provenant des eaux magellaniques, des parages des Kerguelen et du sud de l'océan Indien [2]. Ce sont, comme les formes arctiques, des *Tetillidæ*, *Theneidæ*, *Stellettidæ* et *Geodiidæ* appartenant à des genres largement distribués. Toute conclusion tirée de ce qu'aucune Tétractinellide ne figure dans la collection de la *Belgica* serait donc bien hasardeuse. Il faut se rappeler que les Éponges de ce groupe sont plutôt rares dans beaucoup de dragages, surtout [illegible] des côtes, et que, en somme, plusieurs des espèces de la faune arctique ne sont encore connues que par un nombre extrêmement restreint d'échantillons. Remarquons seulement que ce que l'on sait de la faune subantarctique ne semble guère à l'appui de la théorie bipolaire, toutes les Choristides draguées par le *Challenger* dans les régions précitées représentant des espèces spéciales.

La rencontre de *Placina trilopha* dans l'Antarctique est tout à fait inattendue, cette petite *Carnosa* n'ayant, jusqu'ici, été observée que dans la Méditerranée.

Nos *Monaxonida* appartiennent toutes à des genres anciens nulle part localisés. Huit sont d'espèces nouvelles. Deux comptent comme de simples variétés d'espèces antérieurement décrites, l'une, *Dendoryx incrustans* Johnston, cosmopolite, l'autre, *Lissodendoryx spongiosa* Ridley et Dendy, draguée par le *Challenger* dans l'hémisphère austral, à l'embouchure du Rio de la Plata. Des trois autres, *Halichondria panicea* Pallas a été signalée par tous les océans,

[1] Peut-être neuf, si *Craniella sibirica* Fristedt est vraiment une espèce à part.

[2] Sollas (W. J.). *Report on the* Tetractinellida *collected by* H. M. S. Challenger *during the years 1873-1876*. Edinburgh, 1888.

Petrosia variabilis Ridley a été découverte au nord de l'Australie, puis retrouvée aux Philippines et aux Açores. *Suberites antarcticus* Carter, enfin, paraît spéciale à la faune antarctique.

Mais c'est certainement par sa richesse en *Hexactinellida* que la faune des régions explorées par la *Belgica* se trouve le mieux caractérisée. Elle contraste absolument, sous ce rapport, avec la faune arctique proprement dite. Fristedt avait décrit en 1887 [1], sous les noms de *Hyalonema rosea* et *H. foliata*, deux *Rossellidæ*, sans doute, de l'est du Groënland (125 brasses) et de la mer de Baffin (260 brasses). L'an dernier, Schulze [2] a fait connaître trois *Rossellinæ* (*Schaudinnia arctica*, *Trichasterina borealis*, *Scyphydium septentrionale*), pêchées au nord du Spitzberg, en petite quantité, et par 1,000 mètres de profondeur. C'est tout pour le moment, car les locatités où l'*Albatros* a obtenu *Aphrocallistes vastus* Schulze et *Chonelasma calyx* Schulze (par 41°, 53° et 54° de latitude nord), et celles où Lambe a découvert ses *Rhabdocalyptus Dawsoni*, *Staurocalyptus Dowlingi* et *Aphrocallistes Whitevesianus* sont situées bien au-dessous du cercle polaire arctique.

Les fauberts de la *Belgica* nous ont fourni neuf Hexactinellides : cinq espèces nouvelles, dont l'une sert de type au genre nouveau *Uncinatera*, deux indéterminables à cause de l'état défectueux des spécimens, deux enfin, déjà connues, *Farrea occa* (Bowerbank) et *Bathydorus spinosus* Schulze.

Farrea occa avait été recueillie dans l'Atlantique, le Pacifique et l'Océan Indien. Le spécimen type de *Bathydorus spinosus* provenait des îles Crozet, dans la province de Kerguelen, par 1,600 brasses de profondeur.

Les profondeurs par lesquelles vivaient les Hexactinellides de la *Belgica* sont assurément peu considérables, mais ces Éponges y jouissaient d'une température fort basse (0°.3 à 0°.9) qui paraît particulièrement leur convenir.

Les *Rossellidæ* sont surtout très bien représentées dans la collection: celle-ci renferme aussi quatre *Uncinataria* et peut-être contient-elle une Asconématide (*Caulophacus*? sp.). Non seulement les espèces récoltées composent une liste relativement longue, mais le nombre de leurs spécimens obtenus n'est généralement pas restreint, et même,

[1] Fristedt (K.), *Sponges from the atlantic and arctic oceans and the Behring sea*, Stockholm, 1887.

[2] Schulze (F.-E.), *Die Hexactinelliden. Fauna Arctica*, Bd. I, Lief. I, Iena 1900.

en témoignage de leur réelle fréquence, quatre d'entre elles se sont retrouvées dans plusieurs stations différentes.

De nos deux *Calcarea*, l'une, *Leucandra microraphis* (Haeckel) avait été signalée en divers points des côtes d'Australie, aux Kerguelen, et, beaucoup plus haut, aux Bermudes (Poléjaeff). L'autre, *Leucosolenia Lamarcki* peut passer pour une Éponge cosmopolite puisqu'on l'a rencontrée sur les côtes d'Australie, dans l'Atlantique, à la Floride, dans la Méditerranée et dans la mer Blanche.

En résumé, en fait d'espèces communes aux faunes arctique et antarctique, nous ne pouvons guère noter que *Leucosolenia Lamarcki*, *Halichondria panicea* et *Dendoryx incrustans* (pas une variété nouvelle), dont le cosmopolitisme est d'ailleurs avéré. Des sept autres espèces déjà décrites qui font partie de la collection, quatre remontent assez haut dans l'hémisphère boréal, *Leucandra microraphis* aux Bermudes, *Petrosia variabilis* aux Açores, *Placina trilopha* dans la Méditerranée, *Farreu occa* aux Antilles, aux Açores, dans les eaux du Portugal, au Japon, sur les côtes de Californie, sans cependant, autant qu'on le sache, pénétrer dans la zone subarctique ; trois enfin, *Lissodendoryx spongiosa*, *Suberites antarcticus*, *Bathydorus spinosus* semblent, jusqu'à présent propres à l'hémisphère austral. Le nombre relativement considérable des espèces nouvelles et la proportion remarquablement élevée des Hexactinellides impriment à la faune antarctique des caractères particuliers.

Paru le 20 Février 1901.

Les directeurs :

H. de Lacaze-Duthiers, G. Pruvot et E.-G. Racovitza.

Les gérants : Schleicher frères.

30959. — VERSAILLES. SOCIÉTÉ ANONYME DES IMPRIMERIES GÉRARDIN

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

H. DE LACAZE-DUTHIERS
Membre de l'Institut,
Fondateur des Archives et des Laboratoires de Roscoff et Arago.

G. PRUVOT ET E. G. RACOVITZA

3e SÉRIE, T. IX NOTES ET REVUE N° 2.

III

SUR L'ÉVOLUTION DU TESTICULE DE LA SACCULINE

par O. DUBOSCQ

Maître de conférences à la Faculté des sciences de Caen.

Le testicule de la Sacculine a longtemps intrigué les anciens auteurs et on l'interpréta souvent comme glande cémentaire, avant la découverte des spermatozoïdes, qui est due à Giard [1] (1873). Avec Kossmann [2] (1874), il est encore mal connu, et c'est seulement Delage [3] (1884), qui, le premier, dans son travail célèbre, en donne une description exacte. Les premiers stades de l'évolution de la glande sont minutieusement suivis et mieux que je n'ai pu le faire. Dans la glande adulte, le canal excréteur est bien distingué de la zone déchiquetée supérieure et de la zone glandulaire inférieure.

[1] A. GIARD, *Sur les Cirripèdes rhizocéphales* (C. R. Ac. Sc., t. LXXVII, 1873, p. 945.)

[2] KOSSMANN, *Beiträge zur Anatomie der schmarotzenden Rankenfüssler* (Arbeiten aus d. Zool. Inst. Würtzburg Bd I, 1874).

[3] Yves DELAGE, *Évolution de la Sacculine* (Sacculina carcini) *Crustacé endoparasite de l'ordre nouveau des Kentrogonides* (Archives de Zool. Exp. 2e série, t. II, 1884.)

Quant à la spermatogénèse, Kossmann avait cru que les spermatozoïdes provenaient de sphérules hyalines produites par les grosses cellules de la région glandulaire. Delage, au contraire, les fait dériver des grains chromatiques de ces cellules, ce qui était très admissible à l'époque où il écrivit son mémoire, si l'on veut bien se rappeler l'interprétation alors classique des cellules de Sertoli comme spermatoblastes. L'évolution est plus compliquée. Voici ce que j'ai vu :

Au début (Sacculine interne) [1], le testicule est, comme l'a montré Delage, une masse ellipsoïdale de petites cellules (mésodermiques ?) groupées autour de deux invaginations épithéliales ou canaux déférents. Malgré leur accolement intime, les deux testicules sont fondamentalement séparés, et il suffit de suivre l'histogénèse d'un seul, en faisant remarquer que l'un des deux est toujours moins développé que l'autre et en retard pour l'évolution des éléments.

De très bonne heure (Sacculine externe de $2^{mm},5$ dans son diamètre antéro-postérieur), il y a lieu de distinguer deux parties dans le testicule : en avant, le canal déférent épithélial, entouré de quelques cellules conjonctives ; en arrière, la glande proprement dite formée des cellules génitales primitives qui entourent le canal déférent. Pour la clarté de l'explication, je décrirai dans la glande proprement dite une région antérieure, une région moyenne et une région postérieure.

La région antérieure nous montre, en coupe transversale : au centre, le canal déférent formé de cellules cylindriques qui sécrètent une chitine épaisse obturant presque la lumière. Autour du canal, sont accumulées plusieurs rangées de petites cellules de même taille. Leur grand axe est perpendiculaire au grand axe des cellules cylindriques, dont, à part l'orientation, elles ont les caractères : un protoplasma granuleux très dense et un noyau ovoïde d'environ 4 μ avec nucléole bien distinct et gros grains chromatiques nombreux, bien séparés. Dans ces cellules, comme dans l'épithélium du canal déférent, on trouve des mitoses. Mais *c'est l'épithélium du canal déférent qui montre le plus fréquemment des cellules en division.* Les cellules périphériques possèdent une membrane très épaisse qui prend peu à peu le caractère de substance intercellulaire abondante.

[1] Le stade de Sacculine interne n'est pas niable. Des coupes sériées montrent qu'il n'y a d'abord aucun rapport, même de contiguité, entre la jeune Sacculine et l'épithélium externe du Crabe.

La région moyenne, en coupe transversale, montre : au centre, le canal déférent avec son intima chitineux et un épithélium formé de cellules cylindriques assez basses. Les cellules génitales qui entourent le canal sont réparties en trois zones. La zone contiguë au canal déférent est faite de cellules hypertrophiées. Leur noyau paraît en bon état, mais il a déjà sécrété des sphérules hyalines dont est chargé le cytoplasme. Je décrirai plus loin les processus de cette sécrétion ou dégénérescence. Les grosses cellules sont entourées par deux zones de petites cellules pareilles à celles de la région supérieure. Mais les mitoses y sont rares. Par contre, on trouve un certain nombre d'amitoses régulières et quelques cellules en dégénérescence sans hypertrophie avec chromatolyse du noyau. Les amitoses se rencontrent aussi dans les cellules hypertrophiées qui ne montrent jamais de mitoses.

La région postérieure diffère de la zone moyenne par l'absence de canal déférent au centre de la coupe et par le grand développement des cellules en dégénérescence hyaline avec noyau en karyorhexis. En outre, on ne voit de mitoses dans aucune couche, mais seulement des amitoses.

Bien entendu, on passe d'une région à l'autre par transitions insensibles.

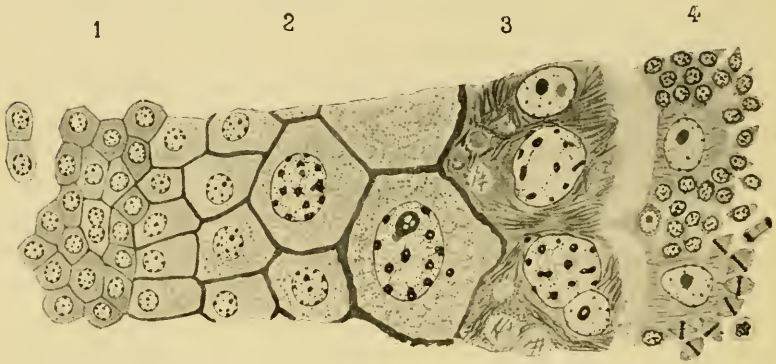
A un stade un peu plus avancé (Sacculine de 3 à 4 millimètres), les mitoses sont devenues très rares dans la région supérieure, et à ce moment apparaissent les cavités de la zone déchiquetée et de deux façons différentes : 1° aux dépens du canal excréteur qui envoie des diverticules pleins, lesquels se délaminent par la suite, sans jamais sécréter de chitine ; 2° en plein tissu par la nécrose de certaines cellules. Leur disparition produit une cavité bordée par les cellules polygonales, qui prennent un caractère épithélial et ne subiront plus, dès lors, de dégénérescence. Ces cavités, malgré leur double origine, communiquent librement les unes avec les autres, et tout concourt à prouver que les cellules du canal déférent sont homodynames aux petites cellules polygonales groupées autour de lui.

Voyons, en effet, ce qui se passe dans la région postérieure.

Le progrès de la dégénérescence hyaline a produit une cavité de fonte. Tant que cette cavité se trouve limitée par des cellules en dégénérescence, on n'y rencontre aucun autre élément, et un tel état peut durer longtemps.

Puis, apparaissent des spermatogonies et voici comment, selon

moi. A un moment donné, variable selon les cas (Sacculine de 4mm,5 à 7 millimètres), la cavité se trouve en contact soit avec les cellules du canal excréteur ou de ses diverticules, soit avec les petites cellules périphériques. Ces cellules, restées petites, se disloquent et glissent pour venir tapisser toute la cavité de fonte comme dans les processus de cicatrisation. Au lieu de se tasser en un épithélium régulier, elles ont une tendance à s'isoler les unes des autres, tout en s'agençant en canal central. La plupart sont polygonales ; celles qui sont pressées par leurs voisines sont fusiformes et font saillie. Toutes ont un noyau caractéristique. Il est sphérique ou ovoïde, pourvu d'un gros nucléole presque central et



Portion d'une coupe transversale de la région postérieure du testicule d'une Sacculine de 9 millimètres. *Flemming Benda* × 550.
1. Cellules périphériques. 2. Cellules nutritives (1re phase). 3. Cellules nutritives (2e phase). 4. Spermatocytes groupés autour des cellules de Sertoli et limitant la cavité centrale.

de grains chromatiques périphériques, bien séparés et peu colorables (diamètre du noyau, 4 μ). Dans le cytoplasme dense, on perçoit une sphérule réfringente, puis, selon le grand axe de l'élément, un petit prolongement conique avec radiation au sommet duquel est un grain ou une petite plaque colorable par l'hématoxyline (centrosome). Ces éléments sont les premières spermatogonies (fig. 5). Elles se multiplient par mitose avec activité, donnant, sans doute un grand nombre de fois des spermatogonies pareilles.

Alors, au milieu de ces spermatogonies, s'insinuent certaines cellules en dégénérescence, à noyau beaucoup moins gros que la plupart de ceux des cellules nutritives. Ce sont de véritables cellules de Sertoli, dont j'indiquerai plus loin l'origine probable. Les sperma-

togonies se groupent autour d'elles, s'insinuent dans leur cytoplasme sans membrane, dans le but évident de s'en nourrir.

Aux spermatogonies succèdent (sacculine de 7 à 9 millimètres) d'autres éléments plus petits que je n'en interprète pas moins comme spermatocytes. Ils ont un noyau bien différent de celui des spermatogonies. Il est plus petit (3 μ 5, à 4 μ) et sa chromatine est rassemblée sur un réseau de linine très évident, formant un filament à bords déchiquetés. Le nucléole est peu distinct. Le cytoplasme est très réduit (fig. 6). Ces éléments, quand ils existent, sont toujours nombreux. Des îlots montrent les cellules toutes au même stade de mitose (fig. 4). Puis ailleurs, à côté de ces premières mitoses, dont la taille dépasse celle du noyau au repos, sont des mitoses au moins moitié plus petites, où malgré l'exiguité des éléments, on reconnaît les centrosomes (fig. 6). Mais je suis incapable de compter les chro-

Evolution de la lignée séminale. × 1000. 5. Spermatogonies. 6. Spermatocyte et ses divisions. 7. Spermatides. 8. Spermatozoïdes.

mosomes et de décrire leurs formes. Ce sont bien cependant les mitoses de réduction.

En effet, aux dépens des petites mitoses, se reforme un nouvel élément d'abord arrondi, dont le noyau n'a que 1 μ en diamètre. Cet élément, qui est la spermatide, s'allonge en un fuseau (fig. 7). Puis, par des processus difficiles à analyser, le fuseau s'effile progressivement en un spermatozoïde entièrement filiforme d'environ 24 μ de longueur. Le spermatozoïde se décompose en une première portion très chromatique, la tête, qui mesure 16 μ, et une deuxième portion ou queue n'ayant que 8 μ.

Vivants, les spermatozoïdes sont très mobiles, mais frétillent sur place. A leur extrémité antérieure est un granule réfringent (acrosome ?). Très souvent, ce grain adhère au verre de la lame dans les préparations, et le spermatozoïde fixé, par la tête, tourne comme un cil de flagellé.

Telle est l'évolution qu'on peut suivre en étudiant les petites sacculines.

Quand les sacculines sont plus grosses, les divers stades de la spermatogénèse ne sont pas visibles dans un même testicule. On trouve d'une façon assez constante au moins quelques spermatogonies et en même temps soit des spermatocytes et leurs divisions avec des spermatozoïdes entièrement développés (d'une génération précédente), soit des spermatides avec leurs premières transformations. Toutes les cavités de fonte se sont agrandies et l'épithélium qui les tapisse fournit les nouvelles spermatogonies. Cet épithélium germinal, notons-le, a un autre caractère que les cellules sous-jacentes et ne montre jamais, comme elles, de sphérules hyalines dans son cytoplasme.

Evolution des cellules nutritives.—L'évolution des cellules nutritives précède l'évolution des cellules spermatiques, puisque c'est par leur fonte que se forment les cavités du testicule. La partie postérieure d'un testicule jeune montre tous les stades. Les cellules centrales sont en fonte, c'est-à-dire à la dernière période. Les cellules périphériques sont les stades jeunes.

Je distinguerai deux phases dans le processus dégénératif. Pendant la première phase, la cellule conserve sa membrane (fig. 1-2). La deuxième phase commence quand la membrane est dissoute (fig. 3, 4).

1re phase. — Les cellules périphériques sont très petites et leur noyau sphérique a d'abord 4 à 5 μ de diamètre. Il est pourvu de grains chromatiques de grosseur inégale et épars sans ordre sur le réseau de linine. Le nucléole petit se montre çà et là bourgeonnant et détachant un petit corpuscule acidophile qui mérite le nom de plasmosome crinogène[1]. Déjà, dans le cytoplasme, se rencontrent des sphérules hyalines qui se teignent très électivement par le carmin d'indigo et par le « krystal-violet » (réaction de Cazin). Leur origine nucléaire n'est pas encore évidente.

Les amitoses sont communes dans ces petits noyaux. Une cellule, qui a déjà produit des sphérules hyalines peut se multiplier par mitose tant que son noyau ne dépasse pas 5 μ. De telles mitoses se rencontrent dans la région déchiquetée.

Le noyau continue à grossir jusqu'à atteindre un volume énorme (diamètre 50 μ) tandis que le cytoplasme se charge de plus en plus

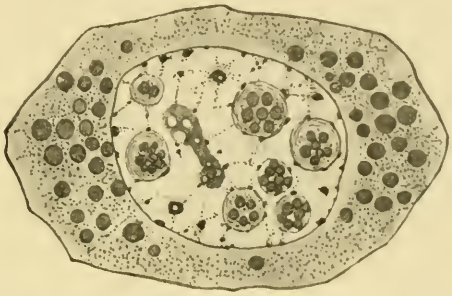
[1] Ce mot est sans doute synonyme du suc nucléaire résiduel de la plupart des auteurs, des *Micrococcidium* de Drüner et d'un certain nombre de nucléoles accessoires. (Voir les travaux sur le nucléole de Montgomery et de Vigier.)

de sphérules hyalines. La chromatine des gros noyaux a pris un un aspect particulier.

Elle s'est rassemblée en un certain nombre de karyosomes équidistants, qui sont vacuolisés et semblent des perles creuses. La plupart sont sphériques, certains s'allongent en biscuit pour se diviser. Autour de chaque karyosome, le réseau rayonne en étoile : il est continu, à mailles bien unies, et supporte, en dehors des karyosomes, de très fins grains chromatiques.

La nucléole a la même structure que les karyosomes, une couche corticale dense et une partie centrale plus claire vacuolisée. Il n'en diffère que par ses qualités chromatiques. Il est très nettement safranophile dans la triple coloration, tandis que les karyosomes sont gentianophiles. Je dois souligner le fait, car la chromatine est souvent safranophile dans les noyaux en dégénerescence et d'autre part je trouve que nucléole et karyosomes se comportent de la même façon et concourent tous les deux à former les plasmosomes crinogènes.

9



9. Une cellule nutritive de la région moyenne du testicule d'une Sacculine de 9 millimètres. Le noyau montre un nucléole bourgeonnant et 7 plasmosomes crinogènes.

En effet, le nucléole et les karyosomes s'hypertrophient par agrandissement de leurs vacuoles et finissent par expulser leur contenu sous la forme de plasmosomes crinogènes. Quand l'expulsion n'a pas lieu, l'hypertrophie disloque la chromatine dont les fragments restent appliqués sur le plasmosome.

Normalement un plasmosome crinogène se compose d'une partie centrale granuleuse où se développent les sphérules hyalines, d'une couche périphérique de fibrilles concentriques et d'une membrane. Il peut n'exister qu'un seul plasmosome ; on en trouve parfois jusqu'à une douzaine.

Les sphérules hyalines émises dans le cytoplasme n'y persistent pas toujours. A en juger par les réactions colorantes, elles peuvent être absorbées par la membrane qui se gonfle, devient vacuolaire,

moniliforme, et finalement se dissout, tandis que la cellule a atteint son maximum d'hypertrophie.

2e *Phase.* — Quand la membrane est dissoute, une série de phénomènes se produisent. Je décrirai seulement les plus habituels. Le noyau se déforme et subit des amitoses par étranglement ou par fissuration, ou bien c'est un véritable bourgeonnement. Généralement les deux noyaux qui résultent de la scission sont très différents ; l'un contient les karyosomes de dégénérescence, qui sont presque tous en division, tandis que le réseau achromatique est désagrégé ; l'autre contient le nucléole avec un réseau de linine et de petits grains chromatiques. Cependant le nucléole a pu participer à l'amitose et une portion passer dans chaque noyau.

Le gros noyau à karyosomes finit par se dissoudre complètement. Le petit noyau nucléolé a plus ou moins tard le même sort ; mais, pour moi, c'est lui qui, entouré de cytoplasme, émigre parmi les éléments de la lignée spermatique et forme la cellule de Sertoli. Cependant, parmi les cellules qui arrivent de la partie supérieure, les plus grosses deviennent peut-être des cellules de Sertoli.

Le cytoplasme s'est aussi beaucoup modifié depuis la disparition de la membrane. De clair et granuleux qu'il était, il montre maintenant de nombreuses fibrilles très colorables (ergastoplasme ?) à la suite sans doute de la dissolution de la chromatine. Les sphérules hyalines sont à peu près toutes dissoutes. On ne voit plus que quelques grandes vacuoles remplies d'un suc où apparaissent des aiguilles ou bâtonnets cristallins toujours achromatiques et qu'il ne faut pas confondre avec les filaments ergastoplasmiques.

En résumé, dans le testicule de la Sacculine, les cellules de la lignée séminale proviennent indifféremment des cellules périphériques ou des cellules du canal déférent. Ces cellules forment, dès qu'elles le peuvent, un revêtement aux cavités produites par la fonte des cellules de même origine qui ont subi une hypertrophie dégénérative (dégénérescence hyaline avec karyorhexis). Toute cellule hypertrophiée ne se divise plus que par amitose et meurt pour nourrir les cellules spermatiques.

Caen, 20 mars 1901.

IV

SUR UNE MONOGRAPHIE ANCIENNE DE *PURPURA LAPILLUS* L.

par A. Robert.

Les lecteurs des *Archives* connaissent de longue date l'érudition, l'habileté pour les recherches historiques et même la libéralité de M. A. Dedekind. Passionné pour la *Porphyrologie*, une science nouvelle qu'il a fondée, ou tout au moins dénommée et isolée des autres sciences, il ne cesse de fouiller les archives du passé pour en exhumer les moindres notes, les moindres faits, relatifs à la Pourpre, aux animaux qui la produisent et à ses applications. Nous recevons aujourd'hui le résultat de ses dernières trouvailles. Il s'agit de deux mémoires, assurément très remarquables, mais bien oubliés, écrits par un modeste pasteur, qui vivait au XVIIIe siècle, dans une petite ville de Norvège.

Le nom de Hans Ström, pasteur à Wolden, Sœndmœr, figure, il est vrai, dans quelques index bibliographiques relatifs aux Mollusques, mais je ne connais pas d'analyse française de ses mémoires ; et, en Allemagne, on ne connaît guère, paraît-il, qu'un résumé de ses recherches publié par Chemnitz en 1779 [1]. M. Dedekind a, je crois, l'intention de publier une traduction en plusieurs langues des mémoires de Ström ; mais en attendant, et suivant une habitude fort aimable qu'il a prise, il a désiré offrir aux *Archives* la primeur de sa trouvaille, et il nous a envoyé une traduction allemande de ces mémoires avec deux planches, éxécutées à ses frais à Vienne, et reproduisant avec une fidélité scrupuleuse celles qui accompagnent les travaux du pasteur norvégien.

La première est une carte indiquant les lieux où a travaillé le vieil auteur et où il a trouvé les animaux, objets de ses études. Faut-il penser que M. Dedekind, en nous adressant cette planche, s'est souvenu de la fameuse définition du Français : « Homme décoré qui ignore la

[1] Chemnitz, Von dem Purpur, welcher sich in *Buccino Lapillus Linnæi* befindet, in einem Schreiben an den Dr Martini. — *Beschäft. d. Berlin. Gesell. naturf. Freunde, IV*, p. 241-253.

géographie? » C'est peu probable, étant donné le respect qu'il professe pour les maîtres de la science française ; il n'y a point de honte à avouer que, dans l'espèce, la définition pourrait ne pas avoir tout à fait tort, car il est bien vraisemblable que ce coin de la Norvège est peu connu de la plupart des zoologistes français. Quoi qu'il en soit, il est fort intéressant d'avoir sous les yeux la carte exacte et détaillée d'une localité habitée par une espèce déterminée, car ainsi que le fait remarquer M. Dedekind lui-même dans une lettre, « la halographie des animaux de mer a le même intérêt que la géographie des plantes ». Cette planche est empruntée au premier ouvrage de H. Ström : c'est une description physique et économique du bailliage de Sœndmœr[1], situé dans la circonscription de Romsdal et l'évêché de Bergen; Ström y parle déjà d'un petit *Buccinum* qui produit une liqueur pourprée.

Mais en 1769, il entreprend un travail étendu sur cet animal.

A peine à l'œuvre, il se rend compte qu'il lui faut faire l'anatomie complète de l'animal, s'il veut connaître avec certitude l'organe qui produit la liqueur à pourpre. Cette réflexion est faite pour surprendre, si l'on songe à la manière de travailler de la plupart des naturalistes de son temps. Mais le pauvre pasteur ne les connaît guère; il travaille seul, loin des grandes villes, sans autre instrument scientifique qu'une loupe, et presque sans livres. Son seul guide est Swammerdam[2]. Mais Swammerdam s'est occupé presque exclusivement de Mollusques terrestres. Ström nous montre son embarras devant des dissemblances qu'il ne peut s'expliquer, puis sa joie quand il croit avoir pu mettre en harmonie ses observations avec celles de son illustre devancier. En décembre 1771, le mémoire est achevé et adressé à la Société royale des Sciences de Copenhague; en 1777, il paraît enfin, accompagné de la curieuse planche, dont la reproduction accompagne cet article[3].

Ce second mémoire de Hans Ström, rédigé avec une logique et une méthode remarquables, constitue une véritable monographie de l'animal que nous appelons aujourd'hui *Purpura Lapillus L.* Les trois premières figures représentent la coquille et l'animal vivant.

[1] Hans Ström, Physisk og œconomisk Beskrivelse over Fogderiet Sœndmœr, beliggende i Bergens Stift i Norge. 1762.

[2] Swammerdam, Biblia Naturæ. Leiden 1737.

[3] Hans Ström, Purpur-Sneglen (*Buccinum Lapillus*) beskreven efter dens ud- og indvortes Dele, samt dens Leve og Yngle-Maade. Hem om Purpur-Farvens Beredelse. *Skrifter. Kong. Vidensk. Selskab XI.* Kjöbenhavn, 1777.

avec ses tentacules, son siphon, son pied. Les figures 4 et 5 montrent l'animal extrait de sa coquille. On y reconnait en *d*, fig. 4, le bord du manteau qui enveloppe certains organes comme les branchies *f*, visibles de l'extérieur. Sur la figure 5, se voient l'opercule *a*, le manteau *b*, le muscle columellaire *c*, que Ström appelle la *viande* (Kiöd) ou *partie musculeuse*, rattachant l'animal à la *columelle* de sa coquille, comme les muscles s'attachent aux os chez les quadrupèdes, par exemple.

Après avoir ainsi rapidement décrit l'extérieur de son animal, Ström passe à l'anatomie ; il figure la trompe, qu'il appelle la *tête* (Hovedet), fig. 8 et fig. 9 *a*, et qui peut être invaginée ou faire saillie entre les tentacules (fig. 9 *b*) ; ceux-ci portent les yeux. La *tête* renferme la majeure partie de la *racine de la langue* (Tunge-Roden), c'est-à-dire du bulbe radulaire (fig. 9 *d*, fig. 10 *b*). Tout l'appareil radulaire isolé est représenté fig. 11 ; les cartilages sont en *a a* ; ils sont réunis entre eux par une membrane *c* qui fixe la langue. La *langue* elle-même (la radule) l'émerveille par sa finesse ; il la compare à la chaînette d'une montre et en figure une partie (fig. 13) ; il remarque qu'elle est d'ordinaire roulée comme un cordage sur le pont d'un navire (fig. 11 *f*) ; les figures 9 et 10 *l* la supposent étalée ; elle est maintenue par divers ligaments ou muscles, dont l'un est représenté en 10 *f*. L'auteur suppose que la langue est capable de sortir de la bouche en se repliant comme l'indique la fig. 12, où l'œsophage *c* et le bulbe radulaire *a* ont été séparés l'un de l'autre.

L'œsophage, que Ström appelle la *gorge* (Struben), est figuré aussi en 10 *a* et 9 *e* : il se rend au *petit estomac* ou *ventriculus* (jabot), fig. 9 *f* et 10 *d*, qui est entouré d'une glande impaire, fig. 9 *g*. Deux glandes salivaires se voient en *i i* (fig. 9 et 10) ; elles se réunissent en un canal commun très étroit (fig. 10 *k*) exactement comme M. Bouvier l'a décrit en 1887 [1].

Après le jabot, l'œsophage (fig. 14 *d d*) se rend à l'*estomac* (fig 14 *h*), qui reçoit le conduit biliaire *g* ; ensuite vient l'intestin (*k-i*) dont une partie peut se voir de l'extérieur dans le foie (fig. 4 *l*). Enfin l'*intestin terminal* vient s'ouvrir entre le corps et le manteau en *o*, fig. 6, qui montre la partie dorsale de l'animal en partie disséquée. Il a paru intéressant d'insister sur cette description, parce qu'elle est, à part quelques incertitudes, d'une remarquable exactitude.

[1] Bouvier, Système nerveux des Gastéropodes prosobranches. *Ann. Sc. nat.*, 7e série, III, p. 283.

Ström est moins heureux dans la description du système circulatoire. Il est même difficile de comprendre ce qu'il prend pour le cœur. Cet organe, qu'il figure en 14 *a*, serait visible de l'extérieur près de l'organe copulateur, quand on a fendu le manteau en avant, fig. 8 *d*. Il est à peine nésessaire de dire que le cœur est en réalité situé dans le triangle *k*, fig. 6, que Ström donne comme le *sac calcaire* (*sacculus calcareus*), de Swammerdam. Il ne semble guère utile, après cette constatation, de suivre l'auteur dans sa description des vaisseaux qu'il figure en 14 *c*, *e*, *g*, *m*, etc.

Les figures qui représentent les branchies (Lungerne) sont plus exactes : on les reconnaît dans les figures 4 *f*, 6 *b* et 7.

On ne saurait attendre d'un auteur du XVIIIe siècle une description bien exacte du système nerveux si compliqué d'un Prosobranche. Ström figure cependant la masse ganglionnaire, qu'il appelle le *cerveau* (Hiernen), en 9 *h* et 10 *e*, et il fait observer que, bien que sa forme générale soit ronde, elle semble composée de trois parties ou davantage. Il a même vu deux nerfs (fig. 9 *o o* et 10 *h*) qui vont à la trompe, et deux nerfs (fig. 9 *p p*) qui se rendent aux tentacules.

Le *rein* a été fort bien reconnu et assez exactement figuré (fig. 4 *k*, 6 *g*, 16 *a*) ; notre consciencieux observateur a même cherché à représenter les arborisations particulières qu'on observe à sa surface.

Vient enfin la partie la moins heureuse de la description anatomique : les *organes reproducteurs*. Ici, l'admiration de Ström pour Swammerdam lui a été plus nuisible qu'utile : préoccupé de faire coïncider ses observations avec celles de son prédécesseur, bien que celui-ci ait étudié les Pulmonés, il veut faire de son Prosobranche un animal hermaphrodite ; l'erreur est excusable si on se rappelle que Cuvier lui-même tenait encore, en 1830, ses Scutibranches pour androgynes, mais elle entraîne notre auteur à une série d'interprétations fautives qu'il est souvent difficile de rétablir. La glande génitale est, pour lui, l'*ovaire* (fig. 4 *m*, 6 *i*). Un fragment de l'oviducte est représenté fig. 15 ; ce qu'il appelle la *graisse* (Fidtet) (fig. 4 *h*, 5 *d*, 6 *d*, 16 *b c d*), semble correspondre à l'ensemble du rectum et de l'utérus. Il appelle au contraire *utérus* les organes qu'il représente fig. 6 *c* et fig. 16 *e f g*, et où la partie *g* est brun pâle et souvent peu nette, la partie *f* jaune et celle *e* brun foncé ; il est clair, d'après sa description, que *f* et *g* sont la glande à pourpre, et *e* la glande anale dont M. de Lacaze-Duthiers, dans son célèbre mémoire

sur la pourpre [1], a décrit pour la première fois la nature et les rapports. A cet ensemble d'organes, Ström superpose un appareil mâle dont *e* (fig. 6) et *h* (l'inférieur) (fig. 16), seraient le testicule. L'organe copulateur figure en 8 *b*. L'infortuné Ström s'ingénie à expliquer les différences considérables qu'il observe chez ses animaux et qu'il attribue à ce que les uns ont passé l'époque de la reproduction, tandis que les autres ne l'ont pas encore atteinte ; il est bien certain qu'il s'agit de mâles et de femelles.

Sa description anatomique achevée, Ström étudie le mode de vie de ses animaux. Il cherche à les conserver en captivité, mais grand est son embarras pour les nourrir, car ils refusent obstinément la farine de blé. Enfin, il découvre dans leur intestin des cirrhes de Balanes ; il leur offre aussitôt quelques-uns de ces animaux que les Pourpres dévorent avec avidité. Il observe que le mollusque attaque toujours la Balane du côté de l'opercule, bien que la partie inférieure de l'animal soit largement ouverte puisqu'il a été arraché de son support. Il se livre ensuite à des expériences variées sur le temps que des Pourpres peuvent vivre sans nourriture ou bien rester hors de l'eau. Après avoir patiemment observé ses animaux pendant plus d'un mois, il a enfin la joie d'assister à leur ponte.

Il reconnaît, dans les coques déposées par ses Pourpres (fig. 19 et 20), les corps que Linné avait pris pour des Hydres et Réaumur pour des œufs de poisson. Il cherche tout aussitôt à en élever, et il est bien probablement le premier à avoir tenté cette expérience. Pendant longtemps, il n'y peut distinguer que de petites sphères qu'il compare à des vitellus d'œufs. N'oublions pas qu'il ne possède qu'une simple loupe. Au bout de six semaines, à ces vitellus semblent attachés des corps plus clairs, qui peu à peu prennent la forme figurée en 21 et 22, où l'on reconnaît déjà un jeune mollusque dont *a* (fig. 22) est le vitellus, *c* le manteau, *b* le pied. Au bout de deux mois, il voit apparaître les tentacules et distingue l'opercule, malheureusement, il ne peut arriver à voir l'éclosion de ces jeunes.

Ström représente, dans sa figure 28, des vers qu'il a trouvés vivant dans différents organes de ses pourpres ; ce sont indiscutablement des Cercaires, que O.-F. Müller dénomma le premier, en 1773 [2]. La masse gélatineuse *e*, dans laquelle ils vivent, est, sans aucun doute,

[1] H. de Lacaze-Duthiers, Mémoire sur la Pourpre. *Ann. Sc. nat.* 4e série, XII, 1859.

[2] O.-F. Müller, *Vermium terrestrium et fluviatilium.... historia.*

une rédie ; Ström la compare, avec raison, aux vers décrits par Swammerdam dans ses Paludines.

Notre vieil auteur passe enfin à l'étude de la matière à pourpre ; il raconte que les propriétés de cette substance lui ont été révélées par une fille du peuple du Nordfiord, qui s'en servait, en la diluant dans du lait aigre, pour marquer le linge. Cela rappelle tout à fait la circonstance fortuite qui amena M. de Lacaze-Duthiers à étudier le même sujet. Ström croit que les trois parties de son utérus (fig. 16, *e*, *f*, *g*), produisent également de la pourpre. M. de Lacaze a, le premier, fixé, d'une façon définitive, l'anatomie de cette région et a démontré que la glande anale n'était pour rien dans la production de la pourpre. Ström extrait, avec une plume, la matière à pourpre, l'étend de lait aigre et en imprègne des étoffes ; il remarque que lorsqu'on ne suspend pas au soleil ces étoffes, la matière, qui est d'abord jaune, devient seulement verte ; pourtant elle ne laisse pas de devenir pourpre à la longue. Il est à noter qu'il ne met pas un seul instant en doute l'action de la lumière dans ces changements de coloration. M. de Lacaze-Duthiers a rappelé que Réaumur avait fait de nombreuses expériences sans pouvoir arriver à ce simple résultat, et que Duhamel, pour s'en convaincre, avait dû se livrer à de nombreux essais. Ström ne se pose même pas la question tant il considère la chose comme évidente. Ajoutons que notre auteur est parvenu à teindre un morceau d'étoffe avec de la matière à pourpre dissoute dans l'esprit de vin et qu'il a parfaitement remarqué l'insolubilité et la solidité de la couleur pourpre produite par l'action de la lumière.

Tel est, résumé à grands traits, le mémoire du pasteur Ström ; à côté d'erreurs inévitables avec les moyens de recherches imparfaits dont l'auteur disposait, il constitue un travail très sérieux et, sur bien des points, en avance sur son temps. Aussi, ne pouvons-nous qu'être reconnaissants à M. Dedekind, qui nous a fait connaître cet ouvrage. Son modeste et consciencieux auteur méritait, à juste titre, l'hommage que M. Dedekind lui fait rendre aujourd'hui.

V

LA BIBLIOTHÈQUE DU LABORATOIRE ARAGO

A la suite de la donation que vient de faire M. de Lacaze-Duthiers de tous les objets qui lui appartenaient en propre dans le Laboratoire Arago, et notamment de la plus grande partie de sa bibliothèque personnelle, la bibliothèque de l'établissement a pris un accroissement considérable.

Elle comprend actuellement, pour la partie zoologique seulement, 4.000 volumes environ, et elle reçoit un grand nombre de périodiques, dont une trentaine comptent parmi les plus importants, de sorte qu'il est maintenant peu de questions dont la bibliographie ne puisse y être, sinon complètement achevée sur place, du moins établie dans ses grandes lignes.

Nous croyons utile, en signalant la générosité du fondateur du Laboratoire, de publier, aussi rapidement que le permettront ces Notes et Revue, le catalogue de la bibliothèque zoologique, de manière à mettre les travailleurs à même de connaître d'avance les ouvrages qu'ils y trouveront et de pouvoir apprécier ainsi ce qui leur manquerait pour leurs recherches spéciales. Les acquisitions futures seront de même signalées à mesure qu'elles se produiront.

RECUEILS PÉRIODIQUES

Annals and Magazine of natural History, Londres. Depuis l'origine, t. I, 1838.

Annales du Musée d'Histoire naturelle de Marseille. Depuis l'origine, t. I, 1883.

Annales des Sciences naturelles, Paris. Depuis 1834, 2e série, t. I.

Année biologique, comptes rendus annuels des travaux de biologie générale, Paris. Depuis l'origine, t. I, 1895.

Archives de Biologie. Gand, Leipzig et Paris. Depuis l'origine, t. I, 1880.

Archives des Missions scientifiques et littéraires, Paris. Depuis l'origine, t. I, 1850.

Archives de Zoologie expérimentale et générale, Paris. Depuis l'origine, t. I, 1872.

Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin, Berlin et Leipzig. De 1834 à 1871.

Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bonn. Depuis l'origine, t. I, 1865.

Archiv für Naturgeschichte, Berlin. De l'origine, 1835, à 1870, 36e année.

Archives slaves de Biologie, Paris. De 1886, t. I, à 1887, t. III et dernier.

Bergens Museums Aarsberetning, Bergen. Depuis 1886.

Bihang till kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, Stockholm. Depuis 1894, t. XIX.

Boletim do Museu Paraense de Historia natural e ethnographia, Pará, Brésil. Depuis l'origine, t. I, 1895.

Bollettino della Societa romana per gli studi zoologici, Rome. Depuis l'origine, t. I, 1892.

Buletinul Societatii de Sciinte din Bucuresci, Bucarest. Depuis 1898, t. VII.

Bulletin de l'Académie impériale des Sciences de Saint-Pétersbourg. Depuis 1891, 5e série, t. I.

Bulletins de l'Académie royale des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique, Bruxelles. Depuis 1892, 3e série, t. XXIV.

Bulletin des pêches maritimes, annexe de la Revue maritime et coloniale, Paris. Depuis 1894, t. II.

Bulletin de la Société centrale d'Aquiculture et de Pêche, Paris. Depuis l'origine, t. I, 1889.

Bulletin de la Société d'histoire naturelle de Toulouse. De 1883, 17e année, à 1894, 28e année.

Bulletin de la Société des Sciences naturelles de l'ouest de la France, Nantes. Depuis l'origine, t. I, 1891.

Bulletin de la Société zoologique de France, Paris. Depuis l'origine, t. I, 1876.

Bulletin of the Museum of comparative Zoology at Harvard College, Cambridge, Mass. Depuis 1878, t. V.

Bulletin of the United States Fish commission, Washington. Depuis 1888, t. VIII.

Comptes rendus de l'Association française pour l'avancement des Sciences, Paris. Depuis 1874, 3e session.

Comptes rendus des Séances de l'Académie des Sciences, Paris. Depuis l'origine, t. I, 1835.

Intermédiaire des Biologistes, Paris, t. I. 1897.

Paru le 20 Février 1901.

Les directeurs :

H. de Lacaze-Duthiers, G. Pruvot et E.-G. Racovitza.

Les gérants : Schleicher frères.

31338. — Versailles. Société anonyme des imprimeries Gérardin

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

H. DE LACAZE-DUTHIERS
Membre de l'Institut,
Fondateur des Archives et des Laboratoires de Roscoff et Arago.

G. PRUVOT ET E. G. RACOVITZA

3e SÉRIE, T. IX NOTES ET REVUE N° 3.

VI

NOMS NOUVEAUX POUR DES CHOSES ANCIENNES

par Yves Delage
Professeur à la Faculté des sciences de Paris

Noms nouveaux pour des choses anciennes : tel est le titre sous lequel Boveri[1] publie une longue revendication dans laquelle il réclame exclusivement pour lui seul toute la mérogonie. Or, s'il a largement contribué à son étude, il ne l'a point inventée et a laissé à d'autres le mérite de l'avoir rendue incontestable et d'en avoir tiré des conséquences auxquelles il n'avait pas songé.

Il est bien rare, en effet, qu'une découverte biologique importante ait une histoire simple, et qu'un chercheur puisse la revendiquer pour lui seul. En général, elle est pressentie, indiquée par de vagues indices et peu à peu elle se précise et s'étend par les efforts de plusieurs, dont chacun pousse un peu plus loin ce que les autres avaient fait avant lui. Il n'en est pas autrement dans le cas actuel, et le meilleur moyen de le prouver est de rappeler comment les choses se sont passées.

[1] *Anat. Anz.* XIX, 156-172, 1901.

En 1887, les frères Hertwig imaginèrent de secouer des œufs pour obtenir des fragments sans noyau et eurent les premiers l'idée de tenter la fécondation de ces fragments. C'est là la première origine de la mérogonie, et sans cela il est fort probable que ni Boveri ni moi n'eussions songé à faire nos expériences. Les frères Hertwig isolèrent ces fragments anucléés ; ils réussirent à constater la pénétration du spermatozoïde à leur intérieur et virent son aster, mais ils ne purent obtenir aucune segmentation subséquente.

En 1889, Boveri reprend ces expériences et arrive à obtenir des segmentations et même des larves au moyen des fragments anucléés mis en présence du sperme, après avoir été isolés et s'être montrés, sous le microscope, dépourvus de noyau. Je reconnais nettement ces dernières circonstances qui m'avaient échappé lors de la rédaction de mon travail, où toute mon attention s'était portée sur la partie des expériences de l'auteur qui étaient relatives aux fécondations hybrides et qui leur avait valu leur grande célébrité.

La question est maintenant de savoir si Boveri avait fourni la preuve que les fragments, en apparence anucléés, étaient véritablement dépourvus de noyau. Or, il n'en avait donné qu'une preuve négative, et je prétends qu'en pareille circonstance, la preuve négative n'est pas suffisante. Ne pas voir de noyau ne suffit pas pour affirmer qu'il n'y en a pas un. Seeliger, dans le travail cité par Boveri, admet que des fragments du noyau peuvent se rencontrer, sous une forme invisible, dans le fragment en apparence anucléé ; il attribue à ces parties invisibles les fécondations hybrides des « *nur scheinbar kernlosen Fragmente* » : et s'il admet l'interprétation de Boveri pour les fécondations normales, ce n'est pas parce qu'il considère que la non-constatation du noyau prouve son absence, mais seulement en raison de la proportion des réussites. Or, je prétends qu'une preuve statistique pas plus qu'une preuve négative ne peut être considérée, ici, comme suffisante.

On me trouvera peut-être trop exigeant, mais je crois que cette exigence est parfaitement fondée. La preuve indirecte, par la négative, par la statistique ou par tout autre moyen détourné est admise comme suffisante dans les cas où il n'y a pas de fortes raisons de douter. Mais la preuve directe, positive, irréfutable doit être exigée dans les cas d'assertions à la fois importantes et paradoxales.

L'exemple suivant en est la preuve.

Les circonstances sont ici les mêmes que pour les faits de télépa-

thie ou de transfert de la pensée. Si on lit les observations publiées sur ces faits, on en trouve d'innombrables qui ne laissent que peu de prise aux objections, et que l'on accepterait sans hésitation s'il s'agissait de choses ordinaires. Mais comme il s'agit de choses graves et contraire à notre conception du monde physique et physiologique, l'esprit vraiment scientifique se montre exigeant et méfiant : avec raison, il soupçonne la supercherie chez des personnes à qui il confierait sa bourse ou ses secrets; il examine les moindres fissures du raisonnement ou de l'observation ; il rejette ainsi les 99 centièmes des cas, et pour le dernier centième il invoque la raison de coïncidence. Finalement il doute, reste non convaincu et exige la preuve directe, irréfutable, celle devant laquelle il n'y a plus à discuter.

Il en est de même pour la mérogonie, et malgré toutes les preuves indirectes, fournies par Boveri, il planait un doute sur la réalité de la fécondation de fragments anucléés. Des nombreux naturalistes à qui j'ai parlé de mes expériences, depuis bientôt trois ans que je les poursuis, il n'en est aucun qui m'ait conseillé de les abandonner comme superflues. Deux seulement les ont déclarées inutiles : l'un parce qu'il est l'auteur des expériences antérieures et les juge suffisantes parce qu'elles sont son œuvre : l'autre parce qu'il attaque systématiquement tout ce que je publie, cherchant non à dire ce qui est utile et vrai, mais à critiquer à tout prix.

Il résulte de là que si l'on veut définir la participation de chacun aux résultats actuellement acquis dans la mérogonie, il faudra dire que : les Hertwig ont trouvé l'idée et une méthode approximative ; Boveri a réalisé l'idée par une application de cette méthode qui, par sa nature, laisse place au doute ; Delage a trouvé et appliqué une méthode essentiellement différente qui a fourni la démonstration irréfutable.

Je donne la preuve directe, en effet, en coupant l'œuf en deux moitiés et en montrant dans l'une des moitiés le noyau entier, inaltéré, ce qui prouve péremptoirement que le noyau est absent de l'autre moitié; tandis que Hertwig et Boveri ne savent pas où est l'autre moitié de leur œuf, ni où est le noyau, en sorte que le critique exigeant et soupçonneux dont je parlais plus haut peut objecter que ces fragments sont « *nur scheinbar kernlos* ».

J'attache une si grande importance à la preuve directe que, dans mes expériences, lorsqu'il m'arrivait, ce qui est encore assez fréquent, de ne retrouver le noyau dans aucun des deux fragments en lesquels

je coupais l'œuf, je rejetais le tout. Si j'avais raisonné comme Boveri, j'aurais accepté les deux fragments comme anucléés, et cependant, pour l'un d'eux au moins, sinon pour les deux, j'aurais sûrement fait erreur.

Je ne veux pas dire par là que les fragments obtenus par Boveri ne fussent pas vraiment anucléés, sinon tous, du moins un bon nombre, mais je prétends que c'est seulement après mes expériences que l'on peut l'affirmer. Et si, dans mes expériences, les fragments sûrement anucléés s'étaient toujours montrés réfractaires à la fécondation, j'en aurais conclu que ceux de Boveri n'étaient que « *scheinbar kernlos* », et tout le monde eût été de mon avis.

Boveri ne se contente pas de déclarer que sa méthode, ou plutôt celle des frères Hertwig, était suffisante ; il la déclare meilleure. Et cela parce qu'il n'a réussi, en essayant de couper les œufs avec une petite guillotine vissée sur le microscope, qu'à les partager en les écrasant en partie et déterminant des extraovats, si bien que les rares larves obtenues par ce procédé étaient rabougries et déformées. Cela prouve seulement que sa petite guillotine était un mauvais instrument, car les fragments obtenus par moi sont d'une pureté idéale, sans la moindre trace d'écrasement. Il sont en outre d'une forme parfaite, presque immédiatement ovoïde, et en quelques minutes parfaitement sphériques, ne différant en rien des œufs entiers que par la taille. Je les ai montré à la plupart des hôtes du laboratoire de Roscoff et tous sont prêts à en témoigner. Il y a loin de là aux fragments obtenus par secouage qui sont très déformés et mettent deux heures à se réarrondir.

Boveri objecte aussi à ma méthode le fait que je n'ai pas obtenu de larves parfaites. Cela ne tient pas à la méthode de section, mais à la méthode d'élevage. J'élève en effet mes fragments dans une simple goutte d'eau en chambre humide, ayant reconnu qu'en les plaçant dans un verre de montre, comme fait Boveri, on les perd presque infailliblement en raison de leur petitesse.

Et je ferai remarquer ici que la manière de faire de Boveri introduit dans son expérience une nouvelle source d'erreurs. Il place ses fragments isolés dans un verre de montre. Or il est très difficile dans ces conditions d'être certain qu'il n'y a pas dans le verre de montre d'œuf entier entraîné par la pipette avec le fragment qu'on y a déposé. Même dans une simple goutte d'eau, il faut une grande attention pour être certain qu'on n'a pas introduit avec la pipette

d'œuf entier, et, pour s'en assurer, il faut étaler la goutte : un œuf caché, sous le rebord noir d'une goutte hémisphérique, est presque impossible à reconnaître.

Enfin Boveri fait erreur lorsqu'il croit que je ne puis voir le noyau pendant la section. Je le vois si bien que je prends soin de placer l'œuf dans une position où le noyau se projette près du bord, et, dans bien des cas, j'ai réussi à couper l'œuf de manière à le laisser dans un fragment deux ou trois fois plus petit que le fragment anucléé, et cela en dirigeant ma section d'après la place où je voyais le noyau. Là aussi, j'ai pris à témoin diverses personnes de mon entourage.

J'arrive à une autre partie des critiques de Boveri, celle où il conteste ma définition de la fécondation et mes combinaisons relativement à la permanence des chromosomes.

En ce qui concerne le premier point, Boveri m'a mal compris. J'ai spécifié que par noyau j'entendais le complexe noyau+spermocentre avec ce qui dépend de ce dernier, et si je n'ai pas distingué entre le spermocentre et le noyau, c'est que mes expériences ne me permettaient pas de le faire. Je n'ai point dit que le noyau et le spermocentre ne pussent jamais être séparés de manière à permettre de distinguer ce qui appartient à chacun d'eux dans le résultat total, mais que dans les sections mérogoniques ils n'étaient point séparés.

J'ai voulu m'en tenir aux conclusions légitimes de mes expériences.

Dans la mérogonie, c'est à la fois un noyau et un centrosome mâles qui pénètrent dans le cytoplasme ovulaire. Je constate que la substitution de cet ensemble au noyau femelle détermine le développement ; ma formule n'est autre chose que l'expression de ce résultat.

Les expériences de mérogonie ne permettent pas de distinguer si c'est le noyau qui intervient ou le spermo-centre ou l'un et l'autre à la fois. J'aurais donc été au delà de ce qui était légitime en faisant cette distinction. D'ailleurs, je n'empêche pas Boveri de la faire par d'autres moyens et de démontrer, s'il le peut, que dans le complexe noyau+centrosome, le centrosome seul est nécessaire. Je suis tout disposé à admettre qu'il est ainsi.

Reste la question de la permanence des chromosomes. Mes expériences ont montré que, lorsque un fragment ovulaire anucléé a reçu du spermatozoïde les neuf chromosomes que celui-ci renferme, les cellules de l'organisme engendré par lui en contiennent cependant dix-huit, d'où je conclus que les chromosomes ne sont pas, comme le

veut Boveri, des individualités permanentes se retrouvant, avec leur *moi*, au travers des multiples pérégrinations que subissent les particules dont ils sont constitués. Cette conclusion, se trouvant en opposition formelle avec certaines observations de Boveri, celui-ci cherche à en atténuer la portée. Mais il ne trouve à invoquer que la rencontre d'un cas exceptionnel. *Par hasard*, précisément dans les cas observés par moi, une division de chromosomes n'aurait pas été suivie de division nucléaire, ou bien tous les chromosomes seraient passés dans un des deux blastomères, ou bien enfin le spermatozoïde aurait eu précisément dix-huit chromosomes au lieu de neuf.

La pauvreté de cette argumentation saute aux yeux. Mais ce qu'il y a de mieux, c'est que Boveri ne remarque pas que l'un des arguments qu'il invoque pour combattre ma manière de voir constitue une excellente preuve de l'inexactitude de sa théorie.

Dans quarante numérations de chromoses d'*Echinus microtuberculatus*, il a trouvé quatre fois un nombre différent de neuf (18 à 27).

Si les chromosomes étaient des individualités permanentes, qu'arriverait-il ? c'est que les produits de ces quatre œufs ou spermatozoïdes, même s'ils s'unissaient à des individus à nombre normal auraient dans leurs cellules sexuelles un nombre différent de neuf et dans toutes leurs cellules somatiques un nombre différent de dix-huit. Le résultat serait même tout à fait curieux dans le cas où un nombre pair (tel que 18 cité par lui) intervient, car ajouté au nombre impair neuf, il donne un nombre impair vingt-sept, et, dans la réduction de la génération suivante, on arrive à des *demi-chromosomes*, ce qui n'est pas conciliable avec la notion de l'individualité absolue de ces éléments.

Théoriquement, et si l'on s'en tient à l'individualité absolue, le nombre normal ne serait jamais récupéré, même en admettant que les demi ou les quarts de chromosome, auxquels on aboutit forcément, finissent par disparaître. Cela pourrait avoir lieu si les cas aberrants étaient en proportion très faible. Mais quand cette proportion atteint un sur dix, comme c'est le cas d'après Boveri lui-même, la panmixie n'est plus capable de les éteindre dans la masse : elle les fond dans la masse; mais celle-ci s'en trouve modifiée, et l'on arrive à ce résultat que : *si l'individualité des chromosomes était réelle, par suite de la forte proportion des cas anormaux, il n'y aurait plus aucune fixité dans leur nombre*, et l'on trouverait par-

tout un nombre quelconque intermédiaire entre les extrêmes. *Le fait qu'il n'en est pas ainsi est la preuve qu'une autorégulation ramène sans cesse le nombre fixe*, ce qui est précisément ce que j'avais déduit de mes expériences[1].

La conclusion de tout ceci est que : 1° si Boveri, comme ni moi ni personne ne l'a jamais nié, a une part importante dans la découverte de la mérogonie, il n'est pas fondé à réclamer le tout pour lui seul ; il a à compter avec les Hertwig avant lui et avec moi après lui, sans oublier Ziegler et autres accessoirement : 2° que mes conclusions relatives aux chromosomes restent valables en dépit de son argumentation.

VII

NOTE PRÉLIMINAIRE SUR LES HOLOTHURIES RAPPORTÉES PAR L'EXPÉDITION ANTARCTIQUE BELGE

par Edgard Hérouard
Maître de conférences à la Sorbonne

Parmi les Holothuries rapportées par l'expédition antarctique belge figurent cinq espèces nouvelles et un genre nouveau appartenant à la famille des Elasipodes. Les espèces appartenant aux groupes dits abyssaux ont été relevées de profondeurs allant de 410 à 460 mètres, et cette distance relativement faible du gîte à la surface a permis de recueillir pour la première fois des larves d'Elasipodes.

[1] D'ordinaire, on trouve dans les cellules somatiques un nombre d'éléments chromatiques double de celui des cellules sexuelles réduites. Il en est ainsi chez l'oursin, mais il en est autrement chez le lapin, où Winiwarter (*Le Corpuscule intermédiaire et le nombre des chromosomes du lapin : Arch. Biol.* XVI, 685-707, 1 pl., 1899) a trouvé que, pour 12 à 14 segments chromatiques dans les cellules sexuelles réduites, il y en a, selon les points, 38 à 44 et jusqu'à 80, en moyenne 42, dans les cellules somatiques. Cela se comprend très bien, si ce nombre dépend d'une autorégulation, qui peut être imparfaite et différente dans les cellules des différents tissus, tandis que cela ne se comprend plus si les chromosomes sont des personnes autonomes, comme le voudrait Boveri.

Famille — *ASPIDO CHIROTINÆ*.
S.-famille — *SYNALLACTINÆ*.

Mesothuria bifurcata (n. sp.).

12 mai 1898. Faubert II. — 71° lat. S.; 89° long. W. environ.

Un seul exemplaire de 8mm de longueur, de forme ovalaire, déprimé dorso-ventralement, de couleur blanc grisâtre, présentant une bouche ventrale et un anus terminal; les tentacules sont complètement renfermées dans la cavité pharyngienne, mais les tubes ambulacraires bien visibles se montrent disposés sur deux rangées dans chaque radius, sauf dans le radius ventral médian qui ne présentent que deux petits tubes rudimentaires. Dans les deux radius latéro-ventraux, la rangée ventrale est formée de tubes plus volumineux que tous les autres. On trouve, en outre, dans les trois interradius dorsaux deux rangées de tubes espacés, séparées l'une de l'autre par la ligne médiane de l'interradius. Il résulte de cette disposition que l'on peut considérer que des deux radius dorsaux dépendent quatre lignes de tubes, à savoir: deux lignes moyennes radiales formées de tubes rapprochés et deux lignes externes interradiales formées de tubes clairsemés, et que des radius latéraux ventraux dépendent trois lignes de tubes, une ventrale, une intermédiaire et une dorsale. La ligne ventrale et la ligne intermédiaire représentent les deux rangées voisines du radius, et la ligne dorsale la rangée interradiale. Les tubes de la ligne ventrale sont volumineux, ceux de la ligne intermédiaire sont de grosseur moyenne et ceux de la ligne dorsale sont petits.

Le tégument est translucide et entièrement hérissé par les longues apophyses des corpuscules calcaires. Ces corpuscules ont la forme normale de ceux des *Mesothuria*; ils présentent une forme de trépied dont le disque est composé de six grandes mailles à peu près égales et dont la colonne est formée de trois tiges qui, à leurs extrémités, divergent également en dehors pour se terminer chacune par une fourche simple.

Les organes arborescents sont formés de deux troncs portant des vésicules non ramifiées.

Famille — *ELASIPODINÆ*.

Sous-famille — *ELPIDIINÆ*.

Rhipidothuria Racovitzai (n. g., n. sp.).

12 mai 1898, Faubert II. — 71° lat. S. ; 89° long. W. environ.

Deux exemplaires dont un, en assez bon état, mesure 38 mm de longueur sur 5 mm de largeur. La peau translucide jaunâtre laisse voir par transparence les bandes musculaires longitudinales d'aspect nacré et un intestin de couleur orangée. Le disque buccal est extrêmement développé par suite de la présence de palmures entre les dix tentacules qui l'entourent en rayonnant autour de la bouche ; il est incliné fortement du côté ventral.

La bouche n'est pas située au centre du disque, mais plus rapprochée du bord inférieur que du bord supérieur, les deux canaux tentaculaires dépendant du radius ventral médian étant beaucoup plus courts que les autres. L'anus est dorsal.

Le radius ventral médian est dépourvu de tout appendice. Les deux radius latéro-ventraux portent chacun une rangée de tubes disposés symétriquement.

Les cinq premiers tubes sont également espacés les uns des autres et occupent presque toute la longueur du radius ; les cinquième, sixième, septième et huitième sont très rapprochés les uns des autres et le neuvième, plus allongé que les précédents, est réuni avec son symétrique par une lame transversale.

Sur la face dorsale, les deux radius ne portent aussi qu'une seule rangée de tubes symétriquement placés comme chez Lætmogone, mais ici les deux paires supérieures se sont rapprochées et sont supportées par un massif surélevé. Ces tubes sont pour chaque radius au nombre de huit, placés symétriquement ; les deux premiers tubes de chacun de ces radius sont situés au niveau de la moitié inférieure du disque buccal et les six autres correspondent à un niveau un peu supérieur à celui des tubes ventraux et semblent ainsi alterner avec eux.

Les corpuscules calcaires, autant qu'il est permis d'en juger chez cet exemplaire qui a été fixé dans le formol, sont rares et probablement formés d'une croix surmontée par une seule pointe. En avant du quadrilatère surélevé des quatre premiers tubes dorsaux se trouve une dépression brune représentant sans doute la plaque madréporique.

Ce nouveau genre est intermédiaire aux *Parelpidia* et aux *Scotoplanes*.

Peniagone Vignoni (n. sp.).

27 mai 1898; Nasse I. — 71°15 lat. S.; 87°39' long. W.

Trois exemplaires.

Un exemplaire, au moment de la capture, présentait les caractères suivants : 73mm de longueur sur 23mm de largeur, légèrement rétréci à l'arrière et peu déprimé dorso-ventralement; champ du disque tentaculaire parallèle à la sôle ventrale, plan du voile dorsal se continuant sensiblement avec celui de la voussure préorale; bouche ventrale et anus dorsal.

Tentacules volumineux, peltés, laciniés, au nombre de dix.

Les tubes ambulacraires n'existent que sur les deux radius latéro-ventraux et forment sur chacun d'eux et symétriquement une seule ligne composée de huit tubes volumineux. La première paire est située à peu près au milieu de la longueur du corps, les paires qui viennent ensuite sont de plus en plus rapprochées l'une de l'autre, de telle sorte qu'à partir de la quatrième paire, ces tubes sont presque contigus ; enfin, les deux tubes de la dernière paire laissent entre eux une échancrure occupant l'extrémité inférieure du corps.

Sur la face dorsale, il n'existe que deux paires de tubes, relégués vers l'extrémité supérieure du corps. Ils sont placés sur le bord de cette face dorsale et par suite largement écartés les uns des autres dans le sens transversal. Le tégument est translucide, assez épais, incolore et ne présente pas de corpuscules calcaires. Ceux-ci sont localisés dans les appendices. Sur les tubes ambulacraires, les corpuscules ont la forme de l'x fondamentale avec quatre pointes sensiblement perpendiculaires au plan général du corpuscule et situées respectivement à la base de chacun des bras de l'x. On trouve en outre des formes dérivant de la précédente et résultant de la suppression d'un ou plusieurs bras de l'x ou de leur déformation.

Sur les tentacules, on trouve des formations analogues ; mais plus grandes.

L'intestin est de couleur grisâtre, et le disque terminal des tentacules, la bouche et les organes génitaux sont de couleur orangée.

Des débris d'*Elpidiineæ*, provenant les uns du 11 mai 98 (71° lat. S. et 89° long. W. environ), pris au chalut; les autres du 18 mai 98 (71°18' lat. S., 83°02' long. W.,) pris au faubert, se rapportent probablement à l'espèce que nous venons de décrire.

Famille — *DENDROCHIROTINÆ*

Cucumaria convergens (n. sp.)

Cette espèce trouvée à Porto-torro (îles Navarin, Magellanes) dans une souche de *Macrocystis pyrifera*, présente 20mm de longueur sur 4mm de largeur. Conservée dans l'alcool après avoir été fixée au sublimé acétique, elle est blanc grisâtre, mais une note prise au moment de la capture indique que la couleur est rouge chez l'animal vivant. Sa forme est atténuée en pointe à l'extremité inférieure, et elle présente une face ventrale déprimée qui est nettement distincte de la face dorsale, non seulement à cause de cette dépression, mais surtout par suite de la disposition des tubes ambulacraires qui s'y trouvent. Sur la face ventrale, les tubes sont disposés sur deux rangées dans chaque radius, mais vers l'extrémité inférieure, sur une longueur à peu près égale au huitième de la longueur totale du corps, cette disposition change : d'abord les tubes sont beaucoup plus petits que ceux qui existent sur le reste de la face ventrale, et en outre, tandis que le radius ventral médian conserve encore ses deux rangées de tubes, les radius latéraux du trivium n'en montrent plus qu'une seule qui représente morphologiquement la rangée externe de chacun d'eux, leur rangée interne s'arrêtant à la limite supérieure de ce huitième inférieur du corps, en s'incurvant à ce niveau, vers le radius ventral médian.

Sur la face dorsale, les tubes sont en forme de papilles, de grosseurs variables et parsemés uniformément, sauf dans le huitième inférieur, où ils forment deux rangées bien distinctes dans chaque radius dorsal.

Les corpuscules calcaires sont de deux sortes : 1° ceux de la couche profonde, qui ont la forme de grandes plaques obliques ; 2° ceux de la couche superficielle, qui sont petits, en forme de corbeilles.

Ces corpuscules sont tout à fait comparables à ceux de *Colochirus pygmæus* Theel, mais les boucles tuberculeuses à quatre mailles fondamentales, qui existent dans cette dernière espèce, font complètement défaut.

Cucumaria mendax Theel

Cette espèce provient de Porto-torro (île Navarin, Magellanes) où elle a été trouvée dans une souche de *Macrocystis pyrifera*.

Elle a 17mm de longueur sur 4mm de large ; conservée dans l'alcool

après fixation au sublimé acétique, elle présente une couleur blanc grisâtre.

Les tubes ambulacraires existent seulement le long des radius. Sur la face dorsale, ces tubes sont espacés, et les deux rangées qu'ils forment dans chaque radius prennent l'apparence d'une seule rangée en zigzag. Sur les radius ventraux, les tubes sont plus serrés et forment deux rangées bien marquées.

Chez notre unique exemplaire, la région périproctale est invaginée en entonnoir, de telle sorte que l'anus morphologiquement terminal est situé au fond de cet entonnoir qui contient en outre les derniers tubes ambulacraires qui, appartenant au périprocte, ont été entrainés avec l'invagination.

Les corpuscules calcaires sont de deux sortes, les uns sont formés de plaques discoïdales noduleuses ne présentant que les quatre mailles du corpuscule fondamental, les autres sont ovalaires, allongés et présentent, à une des extrémités du grand axe de l'ovale, de petites mailles à pourtour denté.

La disposition en zigzag des deux rangées de tubes ambulacraires dans les radius dorsaux laisse soupçonner que, quand le corps est étendu, ces tubes se disposent sur une seule rangée, et que l'animal se présente alors sous la forme d'*Ocnus*. On est ainsi fort loin de la *Cucumaria mendax* qui, dans le grand exemplaire de 70mm décrit par Theel, semble par ses tubes interambulacraires dorsaux se rattacher au genre *Semperia*. J'ai cru cependant homologuer l'espèce rapportée par la *BELGICA* avec la *C. mendax* parce que Theel signale que, dans les petits exemplaires de 25mm de cette espèce, les rangées des ambulacres sont reconnaissables, car je suis convaincu que la plupart des *Ocnus* représentent des formes jeunes de *Cucumaria* ou de *Semperia* ou, en d'autres termes, que pendant le développement chez l'*Holothurie* le nombre des tubes ambulacraires augmente relativement plus vite que la surface du corps : ces tubes sont obligés, pour trouver une place où se mettre, d'émigrer dans les interradius, et une même espèce prise aux divers stades de son développement post-larvaire, peut passer ainsi successivement par les formes *Ocnus*, *Cucumaria* et *Semperia*. Mais il est d'autant plus difficile d'établir la correspondance d'une espèce à ses différents âges que les corpuscules calcaires se transforment simultanément, comme je l'ai signalé ainsi qu'Ostergreen et Mitsukuri. Ces raisons semblent suffisantes pour faire rentrer les genres *Semperia* et *Ocnus*

dans le groupe des *Cucumaria* ainsi que H. Ludwig l'a admis; peut-être même le genre *Colochirus* subira-t-il le même sort.

Cucumaria lævigata Verrill

Cet espèce trouvée à Porto-torro (île Navarin, Magellanes), conservée dans l'alcool après fixation au sublimé acétique, est morte en état d'extension, mais sa direction générale, au lieu de rester rectiligne, s'est incurvée en hélice à pas allongé. Dans cet état elle présente 7mm dans sa plus grande longueur et un ton gris sale ; les tubes ambulacraires sont disposés sur une seule ligne dans les radius et ceux de la face dorsale sont très espacés et au nombre de 8 à 9 seulement sur toute la longueur du radius.

Parmi les tubes situés dans la région supérieure, certains sont très allongés, filiformes, mais cette forme vient à coup sûr, comme j'ai pu le constater précédemment en prenant de petites espèces vivantes, d'une traction exercée sur ce tube en détachant l'animal du support où il se tenait fixé.

Les corpuscules calcaires sont en forme de lames ovoïdes dont les mailles les plus grandes sont disposées sur deux rangées parallèles et présentent à une des extrémités du grand axe des pointes aiguës, divergentes. Les entre-nœuds du réseau calcaire présentent des nodosités inégalement réparties.

A un grossissement suffisant, on voit que ces corpuscules sont imbriqués d'une façon régulière dans le tégument.

Leur grand axe est sensiblement dirigé dans le sens de la longueur du corps, et leur imbrication se fait de telle sorte que la partie externe non recouverte du corpuscule est dirigée vers l'extrémité supérieure du corps.

Psolus Belgicæ (n. sp.).

70° 23′ lat. S. ; 82° 47′ long. W.

L'unique exemplaire qui a été recueilli présente 7mm de longueur sur 2mm,5 de large et est de couleur gris jaunâtre. La surface dorsale est très bombée, et les bords du corps lamelleux et saillants, recourbés sur la sole ventrale donnent à l'exemplaire conservé dans l'alcool un apparence cylindrique quand on le voit du côté dorsal, mais du côté ventral on reconnaît une sole bien développée entourée par les bords saillants du corps. L'extrémité supérieure du corps est renflée et porte sur sa face dorsale la région buccale qui ne présente pas les cinq valves caractéristiques de *Psolus antarcticus*. L'anus est

entouré de dents calcaires saillantes représentant le dernier cercle des plaques imbriquées qui couvrent la surface dorsale. Ces plaques sont arrondies et criblées d'un grand nombre de mailles sensiblement égales. Leur imbrication ne se fait pas d'une façon régulière de haut en bas, mais part de deux centres situés symétriquement sur les parties latérales du corps. Les plaques sont disposées autour de ces centres en cercles concentriques qui se rejoignent tangentiellement sur la ligne médiane dorsale et gagnent ensuite les deux extrémités, de telle sorte que, dans le tiers supérieur du corps, le bord libre non recouvert de plaques est dirigé vers le haut, tandis que dans le tiers inférieur, il est dirigé vers le bas.

Les tubes ambulacraires n'existent que dans les radius latéro-ventraux et les deux lignes de tubes que présente chacun de ces radius sont placées sur la face ventrale de la marge du corps.

Famille — *MOLPADINÆ*

Trochostoma antarcticum Theel

18 oct. 1898. Faubert VIII. — 70° S. 81° W. environ

Un exemplaire de 40 mm de long sur 20 mm de large, avec un prolongement caudal de 2 mm environ. La forme est ovoïde ; le tégument mince, transparent, et couvert de petites papilles opaques. Les corpuscules calcaires semblent faire défaut, mais en regardant avec attention, on voit dans l'épaisseur du tégument des arceaux clairs entourant la base des papilles qui représentent certainement des empreintes de corpuscules calcaires. Ceux-ci étaient en forme de tabourets, et les papilles sont formés par les tissus mous qui recouvraient leur partie saillante. Il n'y a pas de muscles rétracteurs ; les ovaires forment deux houppes symétriques de vésicules ovoïdes.

Chirodota Studeri Theel

8 octobre 1898. Faubert VII. 70°23′ S. 82°47′ W.
20 déc. 1898. Faubert VIII. 70°15′ S. 84°6′ W.

Les quelques débris provenant de ces stations me semblent pouvoir être rapportés à cette espèce. Deux disques tentacuaires présentent onze et douze tentacules, les corpuscules calcaires sont sigmoïdes et tout à fait comparables à ceux de *Chirodota Studeri*, de Theel.

Larves d'Elasipodes

6 sept. 1898. Planeton XIX. — 69°54′ S. 82°35′ W. environ

Deux exemplaires d'âge un peu différent ont été recueillis.

La moins âgée de ces larves porte trois paires de tubes ambulacraires,

Sa forme est ramassée, présentant une face ventrale qui était très renflée au moment de la capture.

Sa région tentaculaire est fortement incurvée du côté dorsal, et en son centre se trouve la bouche située au sommet d'un mamelon saillant; autour de celle-ci sont cinq tentacules présentant chacun un champ aplati en forme d'écusson. Le plan de l'écusson est tourné obliquement vers l'axe du corps et est couvert de digitations, sauf sur une ligne occupant le grand axe de l'écusson et sur deux lignes transversales, perpendiculaires à ce grand axe; parfois il existe en outre une troisième ligne transversale qui n'intéresse que les deux angles supérieurs de l'écusson, qui sont proéminents.

Ces cinq tentacules ne semblent pas disposés symétriquement autour de l'axe du corps, car, tandis que les deux ventraux, le dorsal gauche et le dorsal médian sont placés à peu près à égale distance l'un de l'autre, le dorsal droit, au contraire, est légèrement plus allongé et plus écarté de ses voisins. Cette disposition correspond assez bien à ce que Ludwig nous a montré pour la *Cucumaria Planci*.

Au-dessous du disque tentaculaire, la face dorsale est déprimée et inférieurement son bord est relevé et denté. Au milieu et un peu à droite de cette face déprimée s'élève une grosse vésicule ovoïde, pédonculée, contenant probablement la masse viscérale.

Les dents du bord inférieur sont au nombre de six formant trois paires disposées symétriquement; elles représentent les faces dorsales des tubes ambulacraires qui, au nombre de trois paires, occupent le bord inférieur de la face ventrale.

Le second exemplaire, un peu plus âgé, présente une forme analogue, mais la vésicule dorsale est relativement moins volumineuse: elle présente quatre paires de tubes ambulacraires sur le bord inférieur de la face ventrale. Chez les deux larves, les trois paires de tubes ambulacraires de l'une et les quatre paires de l'autre, occupant l'extrême bord inférieur du corps et étant comprimés les uns contre les autres, laissent supposer que ces tubes apparaissent successivement de bas en haut.

Suivant toute probabilité, ces larves appartiennent à la sous-famille des *Elpidiineæ*, et la vésicule ovoïde pédiculée qui surmonte la face dorsale semble donner l'explication de l'épaississement tégumentaire formant le voile dorsal des représentants de ce groupe.

Si, en effet, comme il est permis de le supposer, cette vésicule contient une partie des viscères, dans la suite du développement

ces viscères reprenant leur place habituelle dans la cavité normale du corps, le tégument de la vésicule, vidée de son contenu, se contractera et formera un épaississement qui occupera précisément la place du voile dorsal. D'autre part, l'inclinaison du plan du disque tentaculaire du côté dorsal, l'ordre d'apparition des tubes ambulacraires de bas en haut, la grande extension de la face ventrale, laissent supposer que l'accroissement dans la suite du développement se fait surtout au dépens de la portion de la face dorsale, située au-dessous de cette vésicule ovoïde, entre elle et l'extrémité inférieure de la larve.

Par suite du développement plus actif de cette région dorsale, la face ventrale, de bombée qu'elle était devient plane, et le plan du disque tentaculaire, s'inclinant graduellement en restant perpendiculaire au plan de symétrie, devient terminal, puis finalement ventral, si l'accroissement de la région active se prolonge suffisamment pour déterminer la rotation de ce plan jusqu'à ses extrêmes limites. J'ai précédemment [1] attiré l'attention sur l'importance que présente la direction de ce plan du disque tentaculaire au point de vue de la classification des *Elpidiineæ*, et il semble donc, d'après l'examen de ces larves, que la cause déterminante des formes successives des genres, appartenant au groupe des *Elpidiineæ*, réside dans l'activité de la prolifération des éléments de la région dorsale, située entre la vésicule dorsale et l'extrémité inférieure du corps.

D'après une note de Racovitza, prise au moment de la capture, ces larves contenaient des corpuscules calcaires de la forme habituelle aux *Elpidiineæ*.

[1] Revision de la sous-famille des *Elpidiineæ* et description de nouvelles espèces. Biell. *Soc. Zool. Fr.*, p. 170 à 176, 1899.

Paru le 10 Juin 1901.

Les directeurs :

H. de Lacaze-Duthiers, G. Pruvot et E.-G. Racovitza.

Les gérants : Schleicher frères.

30959. — VERSAILLES. SOCIÉTÉ ANONYME DES IMPRIMERIES GÉRARDIN

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

H. DE LACAZE-DUTHIERS
Membre de l'Institut,
Fondateur des Archives et des Laboratoires de Roscoff et Arago.

G. PRUVOT ET E. G. RACOVITZA

3e SÉRIE, T. IX NOTES ET REVUE N° 4.

VIII

SUR L'ORGANISATION DE LA VÉRÉTILLE

(*Veretillum cynemorium* (Pall.) Cuv. var. *stylifera* Köllik.)

par P. Bujor

Professeur à l'Université de Jassy

Les travaux antérieurs (de Rapp, Philippi, Panceri, Richiardi, Kölliker, Korotneff, etc.) sur l'organisation de ce bel Alcyonnaire, la *Vérétille*, sont insuffisants non seulement à cause des lacunes qu'ils renferment, mais aussi à cause de leur manque de précision. Grâce à l'abondance des animaux pêchés et à l'installation des bacs spéciaux du laboratoire Arago [1] où les animaux vivent comme dans leur milieu naturel, j'ai pu combler, en grande partie, ces lacunes et j'ai réussi à mieux préciser les faits déjà connus.

[1] Les recherches qui font l'objet de cette note préliminaire ont été poursuivies pendant cinq mois dans la belle station zoologique *Arago*, de Banyuls-sur-Mer. Je remercie vivement M. H. de Lacaze-Duthiers, l'illustre fondateur de cette station, et M. le professeur G. Pruvot, son directeur, pour cette large hospitalité qu'ils m'ont accordée.

C'est avec raison que M. le professeur H. de Lacaze-Duthiers disait dans une communication faite à l'Académie des Sciences de Paris à propos de la Vérétille [1] :

« Quand on observe ces magnifiques animaux, on peut à bon droit être étonné de voir reproduire par les ouvrages des figures aussi incorrectes dans le dessin qu'inexactes par la légende qui les accompagne. »

Certainement, la cause de ces erreurs est due, en grande partie, à l'étude d'exemplaires conservés dans l'alcool et à la grande difficulté qu'on rencontre lorsqu'on veut conserver ces animaux dans un état d'épanouissement satisfaisant. Les Polypes, ainsi que le polypier, sont en effet excessivement contractiles ; c'est pourquoi l'une de mes premières préoccupations, en abordant l'étude de cet animal, a été de trouver une bonne méthode pour le fixer dans un état d'épanouissement complet. Le sublimé acétique bouillant, qu'on employait jusqu'à présent, donne des résultats insuffisants et présente, en outre, le grave inconvénient d'enlever l'épiderme de l'animal à cause de la température trop élevée du liquide.

Après plusieurs essais, je suis arrivé à tuer ces animaux dans un magnifique état d'épanouissement en employant une solution à froid de 10 % de formol et 10 % d'éther dans l'eau de mer. On attend que l'animal soit bien épanoui dans le bac, on le prend ensuite par le pied et on le plonge vivement dans la solution. Il est tué instantanément et reste dans le même état qu'auparavant, sans présenter la moindre déformation. Après une minute d'immersion, on le retire et on le met, suspendu par le pied, dans un bocal contenant, comme liquide conservateur, 2 % de formol dans l'eau de mer.

Dans ce liquide la couleur et la transparence se conservent assez longtemps pour que l'animal puisse être étudié comme s'il était vivant, tandis que l'alcool le décolore et le rend opaque en deux ou trois jours. Les éléments histologiques sont parfaitement conservés. Appliqué aux Pennatules, ce procédé donne des résultats tout aussi bons qu'avec les Vérétilles.

Organisation externe. — Le polypier (*fig. 1*, P) de la Vérétille a la forme d'un axe cylindrique arrondi à l'extrémité antérieure et plus ou moins effilé vers l'extrémité postérieure. Il se compose de deux parties : le *pied*, généralement enfoncé dans la vase lorsque l'animal

[1] *Compte rendu de l'Académie des Sciences de Paris*, t. 104, p. 463, 1887.

est vivant, qui ne porte pas de Polypes, et la *tige*. Celle-ci est à peu près trois fois plus longue que le pied et porte :

1° Des *Polypes adultes* (*fig. 1*, P') qui peuvent arriver jusqu'à 7 cm. 5 de longueur quand ils sont à l'état d'extension complète : ils sont disposés irrégulièrement sur la tige, pourvus chacun de

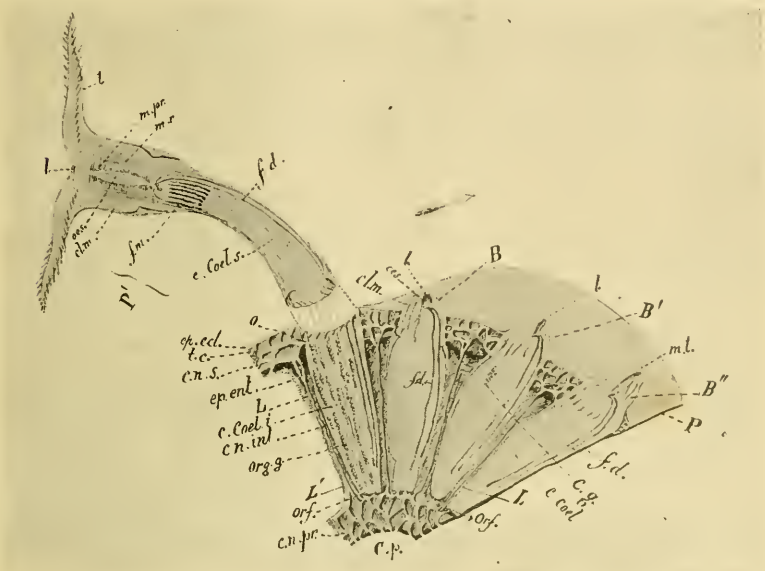


Fig. 1, représentant l'organisation générale du Polypier et des Polypes. — *P*, polypier ; *P'*, Polype ; *B B' B''*, bourgeons ; *C. p.*, canaux principaux ; *C. n. pr.*, canaux nourriciers profonds ; *LL'*, parois de séparation entre les Polypes et les bourgeons ; *C. cœl. i.*, cavités cœlomiques inférieures ; *ep. ect.*, épithélium ectodermique ; *t. c.*, tissu conjonctif ; *c. n. s.*, canaux nourriciers superficiels ; *o*, communication entre les cavités cœlomiques des Polypes ; *c. n. int.*, canaux nourriciers intermédiaires ; *orf.*, orifices de communication entre les cavités des Polypes et les canaux principaux ; *b*, bouche ; *f. d.*, filaments mésodermiques dorsaux ; *œ*, œsophage ; *cl. m.*, cloison mésentérique ; *m. pr.*, muscles protracteurs ; *m. r.*, muscles rétracteurs ; *f. m.*, filaments mésentériques ; *org. g.*, organes génitaux ; *t*, tentacule ; *m. t.*, mamelon tentaculaire ; *c. g.*, cellules génitales.

huit tentacules pennés et portent, en outre, dans leur partie inférieure, les organes génitaux ;

2° De tout petits *bourgeons* (*fig. 1*, B, B', B'') à toutes les phases de

développement, ne portant pas d'organes génitaux et dont les plus jeunes n'ont pas de tentacules; ils sont insérés presque régulièrement en séries longitudinales dans les espaces laissés libres par les Polypes adultes. Les plus petits d'entre eux sont comme de simples éminences coniques à peine visibles à l'œil nu (de 0.25 mm. à 0.40 mm. de longueur et de 0.50 mm. à 0.85 mm. de largeur). Ce sont justement ces petits bourgeons que Kölliker appelle *Zooïdes* et qu'il considère comme des individus différents des grands Polypes.

Il y a un contraste frappant entre les dimensions auxquelles peut arriver le même animal pendant les états de fort épanouissement (jusqu'à 47 cm. de longueur) et de forte contraction (jusqu'à 6 ou 5 cm.). La turgescence du corps, qui produit ce grand épanouissement, est due à la grande quantité d'eau qui circule dans toutes les parties de la colonie, grâce aux réseaux abondants de canaux.

Les Vérétilles, comme les Pennatules, s'épanouissent mieux à l'obscurité qu'au jour.

D'après les dragages faits par M. le professeur G. Pruvot[1] dans le golfe de Lyon, les Vérétilles habitent la région de la vase côtière, à une profondeur de 30-50 mètres.

Organisation interne. — Le polypier est parcouru dans toute sa longueur par un large canal axial divisé en quatre canaux longitudinaux qu'on appelle les *canaux principaux* (*fig.* 1' c. p.) par deux cloisons qui se coupent.

Dans le pied, les deux cloisons se coupant perpendiculairement, il en résulte que les quatre canaux sont égaux, tandis que, dans la tige, les deux cloisons se coupant très obliquement, il en résulte deux canaux plus grands et deux plus petits. Ces derniers ont l'apparence de deux fentes. Les parois des canaux principaux sont formées de tissu conjonctif fibreux dans lequel on trouve un puissant réseau de canaux nourriciers (*canaux nourriciers profonds. fig.* 1', c. n. pr.) qui établit la communication entre les cavités cœlomiques des Polypes et des canaux principaux.

Tout autour des quatre canaux principaux, courent radiairement, vers la périphérie de la tige du polypier, un grand nombre de lames très fines (*fig.* 1'. L'L', etc.), qui forment les parois de séparation entre les prolongements inférieurs et internes des cavités cœlomiques (*fig.* 1', *c. cœl i.*) appartenant aux Polypes adultes et aux bourgeons.

[1] Coup d'œil sur la distribution générale des Invertébrés dans la région de Banyuls (Golfe du Lion) (*Archives de Zool. expér. et génér.*, 3e série, t. III, 1895).

C'est l'ensemble de toutes ces parois de séparation, qui forme presque toute la masse spongieuse de la tige du polypier.

Vers la périphérie, le polypier est limité par une paroi mince, assez transparente, lorsque l'animal est épanoui, et formée d'une couche de cellules ectodermiques externes (*fig. 1, ep. ect.*) et d'une épaisse couche interne de tissu conjonctif fibreux (*fig. 1, t. c.*). Dans cette dernière couche, à part les corpuscules calcaires, on rencontre un réseau très développé de canaux nourriciers (*canaux nourriciers superficiels*) (*fig. 1, c. n. s.*), parfaitement semblable à celui indiqué déjà dans la paroi des canaux principaux et qui établit la communication entre les cavités des Polypes adultes et des bourgeons (*fig. 1, o.*)

Ce tissu conjonctif de la paroi du polypier, avec le réseau des canaux nourriciers qu'il renferme, se prolonge, mais moins développé, dans les lames ou parois minces qui séparent les cavités cœlomiques des Polypes. Il se forme ici aussi un réseau fin de canaux nourriciers (*canaux nourriciers intermédiaires. fig. 1. c. n. int.*) et là (*fig. 1.* L') où ces parois s'attachent à la forte paroi des canaux principaux, ce tissu et ces canaux intermédiaires s'unissent avec le tissu et le réseau des canaux nourriciers profonds. De cette façon, le réseau des canaux superficiels communique avec celui des canaux profonds par le réseau des canaux intermédiaires.

En outre, les cavités des polypes adultes et des bourgeons communiquent par de petits orifices tapissés de cellules ciliées (*fig. 1. orf.*) avec les canaux nourriciers profonds et, plus loin, par l'intermédiaire de ceux-ci, avec les canaux principaux.

De cette facon, la circulation de l'eau entrée par la bouche des Polypes et celle du liquide nourricier est largement assurée dans toutes les parties de la colonie.

Outre le petit axe rigide long de 15-20^{mm} qu'on a signalé déjà chez la variété *stylifera*, j'en ai trouvé encore un autre plus petit (3-5^{mm} de longueur) dans l'extrémité antérieure de la tige du polypier.

Les Polypes adultes, arrivent jusqu'à 7 ^{cm} et 1 2 de longueur à l'état de parfait épanouissement : ils portent les organes génitaux mâles ou femelles. L'orifice externe de l'œsophage, appelé ordinairement la bouche (*fig. 1. b.*), situé au centre du disque buccal, est entouré de huit petits lobes et a la forme d'une fente dont le grand axe se trouve presque toujours placé dans un plan parallèle à l'axe

longitudinal du polypier. — Lorsque les Polypes sont bien épanouis, leur couronne tentaculaire avec la bouche regarde presque toujours du côté du pied. Dans cette position, les deux cloisons, qui ne portent pas de filaments mésentériques visibles à l'extérieur, sont dorsales. Pour la même raison, on doit considérer ces deux filaments mésentériques comme dorsaux (*fig. 1, f. d.*)

L'œsophage (*fig. 1, œs.*) a la forme d'un tube aplati latéralement. Sa paroi est formée d'une couche médiane de tissu conjonctif fibreux, tapissée intérieurement d'une couche de cellules épithéliales ciliées, d'origine ectodermique, et extérieurement d'une autre couche de cellules épithéliales qui n'est que la continuation de la couche entodermique qui tapisse la paroi interne de la cavité cœlomique du Polype. Dans la moitié postérieure de l'œsophage, les cellules de cette dernière couche sont particulièrement développées ; elles sont très grandes, possèdent un flagellum et contiennent beaucoup de granulations sphériques, quelquefois incolores, ayant l'aspect de globules de graisse, d'autres fois colorées en jaune foncé ce qui donne à cette portion de l'œsophage cette couleur jaune brunâtre qu'on aperçoit à travers la paroi transparente du corps du Polype. En outre, la paroi externe de l'œsophage est parcourue longitudinalement par 8 petites côtes, formées par l'insertion de 8 cloisons ou septa. L'œsophage présente, sur sa face interne, deux petits sillons fortement ciliés, un dorsal et un autre ventral, celui-ci plus développé dans sa moitié postérieure surtout. — Sauf les plis formés par ces deux sillons, l'œsophage n'en présente pas d'autres. Vers son extrémité postérieure, l'œsophage se rétrécit beaucoup, et ses bords se continuent avec les deux filaments mésentériques dorsaux (*fig. 1. f. d.*) dont l'épithélium cilié forme un sillon, lequel, en section transversale, présente la forme d'un V. Les huit cloisons complètes dans la région œsophagienne (*fig. 1, cl. m.*), incomplètes dans le reste de la cavité cœlomique, possèdent une forte musculature transversale (*muscles protracteurs. fig. 1, m. pr.*) et longitudinale (*muscles rétracteurs, fig. 1. m. r.*). Au dépens de l'épithélium entodermique, qui tapisse ces cloisons, se développent les filaments mésentériques (*fig 1, f. m.*), immédiatement après l'œsophage, et les produits génitaux (*fig. 1, org. g.*) dans la moitié postérieure de la cavité cœlomique.

Bourgeons. — Les plus petits d'entre eux (de 0.25^{mm} à 0.30^{mm} de longueur et jusqu'à 0.85^{mm} de largeur, *fig. 1, B*) ont une bouche

sans tentacules (*fig. 1, b.*), un œsophage tapissé intérieurement par un épithélium formé de cellules allongées dont la plupart portent un long flagellum, huit cloisons complètes dans la région œsophagienne (*fig 1, cl. m.*); les deux filaments mésentériques ressemblent, comme conformation, étendue et situation, aux filaments mésentériques dorsaux des Polypes adultes ; les cavités cœlomiques comprises dans le corps du polypier (*fig. 1, c. cœl. i.*) ont la même forme et la même étendue que celles des Polypes adultes ; seulement les six filaments mésentériques sont à peine ébauchés et les organes génitaux manquent.

Ces bourgeons (*Zooïdes de* Kölliker) ne se distinguent presque pas des autres bourgeons immédiatement plus avancés (0.50^{mm} de longueur et 1^{mm} de largeur (*fig. 1, B'*). En effet, ces derniers ont aussi une bouche sans tentacules, un œsophage un peu plus développé, les cellules flagellées étant surtout abondantes du côté dorsal et du côté ventral à la place des futurs sillons de l'adulte ; on trouve les mêmes filaments mésentériques dorsaux, les mêmes cloisons qui sont un peu plus allongées inférieurement et les six filaments mésentériques qui commencent à être plus distinctes.

Dans un stade plus avancé (1^{mm} de longueur *fig. 1, B'*), il n'y a que les cloisons et les six filaments mésentériques qui sont plus développés.

Au stade de 1^{mm} 5 (*fig. 1, B''*), on voit à peine apparaître les tentacules comme de petits mamelons (*m. t.*) ; l'œsophage et les six filaments mésentériques sont plus développés.

Au stade de 2^{mm}, les mamelons tentaculaires bien visibles ne portent pas encore de pinnules ; les cloisons, l'œsophage et les six filaments mésentériques sont encore plus développés.

Enfin, au stade de 3^{mm}, les tentacules, petits encore, portent deux rangées de rares et toutes petites pinnules ; les autres parties, sauf les différences de grandeur, sont développées comme chez l'adulte. En outre, à ce dernier stade, on rencontre aussi les organes génitaux.

Dans quelques bourgeons d'un millimètre, j'ai trouvé déjà l'ébauche d'une capsule spermatique (*fig. 1, c. g.*).

Cette étude comparative nous autorise à établir que les *Zooïdes* de Kölliker ne sont que de simples *bourgeons* qui n'attendent que le moment de se développer et de devenir ainsi des Polypes adultes parfaitement semblables aux grands Polypes. Il n'y a donc pas de dimorphisme des Polypes.

Organes génitaux. — Tous les Polypes de la même colonie qui portent des organes génitaux sont ou mâles ou femelles.

Il n'y a donc pas d'hermaphroditisme, sauf peut-être dans des cas accidentels.

Les produits génitaux mâles ou femelles, attachés aux six cloisons, qui portent les six filaments mésentériques visibles, sont situés dans le prolongement inférieur de la cavité de chaque Polype adulte (*fig. 1, org. g.*) ; ils sont par conséquent enfermés dans la tige du polypier. Lorsqu'ils sont très développés, ils font saillie aussi dans la

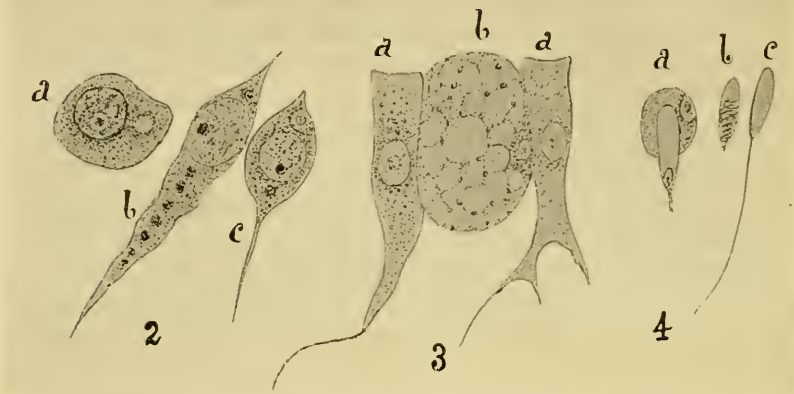


Fig. 2. — *a*, spermatocyte ; *b. c.*, spermatides.
Fig. 3. — *a*, cellule épithéliale ; *b*, cellules glandulaires.
Fig. 4. — *a. b. c.*, différents états du nématocyste.

partie supérieure de la cavité cœlomique, en dehors du polypier, bien entendu, lorsque le Polype est bien épanoui.

Les deux cloisons, qui soutiennent les deux filaments mésentériques dorsaux, ne portent pas d'organes génitaux.

Les œufs ainsi que les spermatozoïdes sont formés par la différenciation des cellules entodermiques qui tapissent les bords des cloisons auxquelles ils sont attachés.

Dans le cas des œufs, une cellule entodermique croît énormément, celles qui l'entourent se divisent et forment une couche folliculaire de cellules allongées, pourvues d'un flagellum, autour de la grande cellule qui est l'ovule. La membrane de la cellule devient la membrane vitelline. L'ovule reste attaché à la cloison par un petit tractus

formé d'une lame de tissu conjonctif au milieu et tapissé de part et d'autre par les cellules entodermiques qui se continuent avec les cellules folliculaires.

Exactement au même endroit, où chez la colonie femelle se sont développés les œufs, chez la colonie mâle se développent les capsules spermatiques : les cellules entodermiques, qui couvrent ici les six cloisons, émigrent dans la lame conjonctive de la cloison, là elles grandissent et deviennent les cellules mères (*Spermatogonies*) des spermatozoïdes. Ces cellules mères se divisent et forment des groupes

Fig. 5. — *a*, cellules sensitives ; *b*. *c*., cellules ganglionnaires ; *d*. *e*., cellules épithélio-musculaires.

des spermatocytes et ensuite des spermatides, entourées d'une couche de cellules cylindriques ciliées, dérivées toujours de l'entoderme et qui forment la paroi de la capsule spermatique correspondant au follicule ovarien. Les capsules spermatiques légèrement ovales sont attachées aussi par un pédicule à la cloison qui les supporte.

Dans les colonies examinées depuis le 30 décembre 1900 jusqu'au 15 mai 1901, je n'ai pas trouvé des spermatozoïdes complètement développés. Les jeunes capsules sont bourrées de spermatocytes

(*fig. 2, a.*), les plus avancées de spermatides à différents stades du développement (*fig. 2, b, c.*).

Histologie[1]. — Les éléments histologiques sont très développés, quelques-uns d'entre eux sont caractéristiques pour certaines régions du corps. Ainsi, les cellules glandulaires (*fig. 3. b.*) qui sont très abondantes dans l'ectoderme de toute la colonie. Elles sont quelquefois tellement grandes qu'elles font saillie à la surface de l'ectoderme.

Fig. 6. — *a. b. c.*, cellules de la paroi interne de l'œsophage ; *d. e. f. g.*, cellules de la paroi externe de l'œsophage.

Elles sécrètent le mucus abondant, qui entoure le corps de la colonie.

Les nématocystes (*fig. 4, a, b, c*). sont très nombreux sur les tentacules.

Le disque buccal est très riche en cellules sensitives (*fig. 5. a*).

[1] Les éléments cellulaires reproduits dans les fig. 2, 3, 4, 5, 6 et 7 ont été préparés par la méthode de macération de Hertwig et dessinés à la chambre claire, grossis 900 fois.

ganglionnaires (*fig. 5. b. c*), et épithélio-musculaires (*fig. 5. d. e*).

Les cellules de la paroi interne de l'œsophage (*fig. 6. a, b, c*), sont allongées et portent un ou deux cils plus développés dans les sillons. Celles qui tapissent la paroi externe de l'œsophage (entodermiques) sont, les unes allongées (*fig. 6, d, e. f*), les autres plus ou moins ovales (*fig. 6. g*) ; elles portent un long flagellum. En outre, celles-ci sont très riches en granulations colorées en jaune. Ce sont ces cellules qui produisent la couleur jaune brunâtre de l'œsophage.

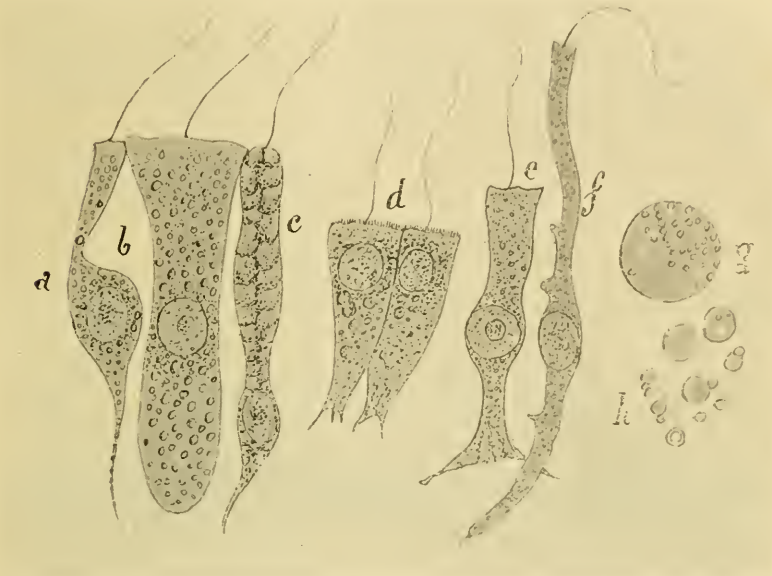


Fig. 7. — *a. b. c.*, cellules des filaments mésentériques ; *d*, cellules de la paroi de la capsule spermatique ; *e. f.*, cellules du follicule ovarien ; *g*, globules, et *h*, gouttelettes sphériques.

Le domaine des cellules qui portent les longs cils est très étendu. Ainsi, on les trouve sur la paroi interne de la cavité cœlomique des Polypes, sur les filements mésentériques (*fig. 7. a, b, c*), sur la paroi externe de la capsule spermatique (*fig. 7. d*) et du follicule ovarien (*fig. 7, e, f*).

On sait que les Vérétilles sont phosphorescentes. Une particularité caractéristique de tous les éléments cellulaires de ces animaux, c'est leur richesse en petites gouttelettes sphériques de différentes gran-

deurs (*fig. 6, d.-g*) et (*fig. 7, a.-f*), qui ont seulement l'apparence de la graisse et qui doivent contribuer à la phosphorescence.

En outre, dans toute la colonie on trouve en grande abondance de gros globules sphériques, lesquels renferment les mêmes gouttelettes (*fig. 7, g*) et doivent contribuer aussi à la phosphorescence. Lorsque ces gouttelettes s'échappent des cellules et des vésicules qui les renferment (*fig. 7, h*), elles présentent des mouvements browniens plus ou moins rapides.

Je crois, du moins jusqu'à présent, que ces gouttelettes sont analogues à celles décrites chez la Pholade dactyle, par R. Dubois [1], sous le nom de *Vacuolides*, et qui produisent la phosphorescence, grâce à une substance qu'elles contiennent et qu'il appelle *Luciférase*, substance présentant tous les caractères des *Zymases*.

Banyuls-sur-Mer, le 25 mai 1901.

IX

COMPTE RENDU BIBIOGRAPHIQUE

Raph. Dubois et E. Couvreur. — *Leçons de physiologie expérimentale*, un volume in-8° raisin de 388 pages, avec 303 figures dans le texte. G. Carré et C. Naud, éditeurs, Paris, 1900 (Prix cartonné : 14 francs).

Cet ouvrage n'est pas un traité de physiologie, mais une initiation aux méthodes de la physiologie expérimentale, s'adressant, comme le disent les auteurs dans leur préface, à tous ceux qui veulent devenir des expérimentateurs ou des opérateurs éclairés, biologistes, médecins, chirurgiens, vétérinaires, agronomes, etc... Les auteurs ont judicieusement pensé qu'entre l'enseignement théorique donné dans les cours et les travaux pratiques qui mettent l'étudiant personnellement aux prises avec les difficultés de l'expérimentation sur l'être vivant, il y avait place pour des *démonstrations expérimentales* dans lesquelles le maître exécute en les expliquant et en les commentant devant l'élève encore novice les opérations que celui-ci aura ensuite à répéter. C'est cet enseignement pratique que résument ces 31 leçons de physiologie expérimentale, dans le but de permettre à l'étudiant soit de revoir à tête reposée dans le livre, ce qu'il a vu dans la salle de démonstrations, soit de s'initier lui même à la pratique, hors de la direction du professeur.

La première partie est consacrée à la description des appareils enregistreurs, la seconde à la technique des opérations en général, les suivantes aux propriétés géné-

[1] R. Dubois. Anatomie et Physiologie comparée de la Pholade dactyle. (*Annales de l'Université de Lyon*, t. II, fasc. 2, 1892.

du système nerveux et des muscles et à l'analyse des principales fonctions de organisme.

Les nombreuses figures luxueusement gravées font passer sous les yeux du lecteur les principaux instruments employés en physiologie, les régions anatomiques sur lesquelles portent les opérations, des types de tracés graphiques, des formes de cristaux, etc.

Mais l'ouvrage n'est pas pour cela un simple manuel opératoire. Il renferme encore des descriptions anatomiques ou histologiques succinctes, mais precises, pour tous les organes où cela est nécessaire, et surtout l'interprétation des expériences passées en revue, de manière à pouvoir être lu et consulté avec fruit même par les personnes que n'intéresse pas spécialement le côté pratique et expérimental.

X

BIBLIOTHÈQUE DU LABORATOIRE ARAGO [1]

RECUEILS PÉRIODIQUES *(Suite)*

JENAISCHE ZEITSCHRIFT FÜR NATURWISSENSCHAFT, Jena. Depuis 1898, t. XXXI, N. F. XXIV.

JOURNAL DE CONCHYLIOLOGIE, Paris. Depuis l'origine, t. I, 1850.

JOURNAL OF THE COLLEGE OF SCIENCES, IMPERIAL UNIVERSITY OF JAPAN, Tokyo. Depuis 1896, t. X.

JOURNAL OF MORPHOLOGY, Boston. Depuis l'origine, t. I, 1887.

MÉMOIRES DE LA SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE DE FRANCE, Paris. Depuis l'origine, t. I, 1888.

MEMOIRS AND PROCEEDINGS OF THE MANCHESTER LITERARY AND PHILOSOPHICAL SOCIETY, Manchester. Depuis 1891, Ie série, t. IX.

MITTHEILUNGEN AUS DER ZOOLOGISCHEN STATION ZU NEAPEL, zugleich ein Repertorium für Mittelmeerkunde, Leipzig. Depuis l'origine, t. I, 1879.

MORPHOLOGISCHES JAHRBUCH, eine Zeitschrift für Anatomie und Entwickelungsgeschichte, Leipzig, Depuis 1891, t. XVII.

NOUVELLES ARCHIVES DU MUSEUM D'HISTOIRE NATURELLE DE PARIS. De 1865, t. I, à 1868, t. IV.

NOUVELLES DE LA SOCIÉTÉ IMPÉRIALE DES AMATEURS DES SCIENCES NATURELLES, DE L'ANTHROPOLOGIE ET DE L'ETHNOGRAPHIE, Moscou. De 1871, t. X, à 1883, t. LIV.

OFVERSIGT AF KONGL. VETENSKAPS-AKADEMIENS FORHANDLINGAR, Stockholm. Depuis 1896, t. LIII.

OVERSIGT OVER DET KONGELIGE DANSKE VIDENSKABERNES SELSKABS FORHANDLINGER, Copenhague. Depuis 1883.

[1] Voir *Notes et Revue* 1901, n° 3.

PHILOSOPHICAL TRANSACTIONS OF THE ROYAL SOCIETY OF LONDON, séries B, containing papers of a biological character. Depuis 1898, t. CXC.

PROCEEDINGS OF THE AMERICAN ACADEMY OF ARTS AND SCIENCES, Boston. Depuis 1890, t. XVIII, N. S.

QUARTERLY JOURNAL OF MICROSCOPICAL SCIENCE, Londres. Depuis 1867, t. VII, N. S.

RECUEIL ZOOLOGIQUE SUISSE, Genève-Bâle. De 1884, t. I, à 1892, t. V et dernier.

REVUE BIOLOGIQUE DU NORD DE LA FRANCE, Lille. De 1889, t. I, à 1895, t. VII.

REVUE GÉNÉRALE DES SCIENCES PURES ET APPLIQUÉES. Paris. Depuis l'origine, t. I, 1890.

REVUE ET MAGASIN DE ZOOLOGIE PURE ET APPLIQUÉE, Paris. De 1871 à 1879, 3e série, t. VII.

REVUE MARITIME ET COLONIALE, Paris. De 1871, t. XL, à 1879, t. LXIII.

REVUE DES SCIENCES NATURELLES, Montpellier. De 1872, t. I, à 1885, 3e série, t. IV et dernier.

REVUE DES SCIENCES NATURELLES, publiée par la Société des Naturalistes de Saint-Pétersbourg. De 1890 à 1893.

REVUE SCIENTIFIQUE, Paris. Depuis 1864, t. II.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE, et Annales du Musée d'Histoire naturelle de Genève. Depuis l'origine, t. I, 1893.

SOCIÉTÉ SCIENTIFIQUE ET LITTÉRAIRE DES PYRÉNÉES-ORIENTALES, Perpignan. De 1845, t. VI à 1884, t. XXVI.

STUDIES FROM THE BIOLOGICAL LABORATORY AT JOHN HOPKINS UNIVERSITY, Baltimore. De 1883, t. II, à 1891, t. V.

STUDIES FROM THE MORPHOLOGICAL LABORATORY OF CAMBRIDGE, Londres. De 1888, t. III, à 1895, t. VI.

TRAVAUX DES LABORATOIRES DE L'UNIVERSITÉ DE VARSOVIE. Depuis l'origine, fasc. I, 1892.

TRAVAUX DE LA SOCIÉTÉ IMPÉRIALE DES NATURALISTES DE SAINT PÉTERSBOURG, Section de Zoologie et de Physiologie. Depuis 1888, t. XIX.

UNITED STATES COMMISSION OF FISH AND FISHERIES, Report of the Commissioner, Washington. Depuis 1872.

VIDENSKABELIGE MEDDELELSER FRA NATURHISTORISK FORENING Y KJOBENHAVN, Copenhague. Depuis 1871.

ZEITSCHRIFT FÜR WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE, Leipzig. Depuis 1877, t. XXVIII.

ZOOLOGICAL RECORD, Londres. Depuis l'origine, t. I, pour 1861.

ZOOLOGISCHER ANZEIGER, Leipzig. Depuis l'origine, t. I, 1878.

ZOOLOGISCHER JAHRESBERICHT, Leipzig. Depuis l'origine, t. I pour 1879.

OUVRAGES COLLECTIFS

AGASSIZ (L.). — Contributions tho the natural history of the United States of America, 1 vol., Boston, 1857-1862.

BRONN'S KLASSEN UND ORDNUNGEN DES THIER-REICHS, wissenschaftlich dargestellt in Wort und Bild, in-8°, Leipzig, 1862-19...

BIJDRAGEN TOT DE DIERKUNDE, uitgegeven door het genootschap *Natura artis Magistra* te Amsterdam — Onderzoekingstochten van de Willem Barents, 1 fasc. in-f°, Amsterdam, 1886-1886.

BIOLOGICAL LECTURES, delivered at the marine biological laboratory of Wood's Holl, 3 vol. in-12, 1891-1896.

CENTENAIRE DE LA FONDATION DU MUSEUM D'HISTOIRE NATURELLE, volume commémoratif publié par les professeurs du Museum. 1 vol. gr. in-4°, Paris, 1893.

COMPTE RENDU DES SÉANCES DU CONGRÈS INTERNATIONAL DE ZOOLOGIE :
1re session, Paris (5-10 août 1889), 1 vol. in-8°.
2e session, Moscou (22-30 août 1892), 2 vol. in-8°.
3e session, Leyde (16-21 septembre 1895), 1 vol. in-8°.
4e session, Cambridge (22-27 août 1898), 1 vol. in-8°.

DAS TIERREICH, eine Zusammenstellung und Kennzeichnung der rezenten Tierformen, Berlin, gr. in-8°.

DEN NORSKE NORDHAVS-EXPÉDITION 1876-1878, gr. in-4°, Christiania, 1882-19...

DIE EXPEDITION ZUR PHYSIKALISCH-CHEMISCHEN UND BIOLOGISCHEN UNTERSUCHUNG DER OSTSEE IM SOMMER 1871, AUF S. M. AVISODAMPFER " POMMERANIA ", 1 vol. gr. in-4°, Berlin, 1873.

ENCYCLOPÉDIE MÉTHODIQUE ou par ordre des matières, 7 vol. in-4°, Paris, 1832.

FAUNA ARCTICA, eine Zusammenstellung der Arktischen Thierformen, Iéna, Fischer, 1900 à ...., in-4°.

FAUNA UND FLORA DES GOLFES VON NEAPEL und der angrenzenden Meeres-Abschnitte, in 4°, Berlin, 1880-19...

LE RÈGNE ANIMAL distribué d'après son organisation, édition illustrée par une réunion des disciples de *Cuvier*, 20 vol. in-4°, Paris.

MÉMOIRS OF THE MUSEUM OF COMPARATIVE ZOOLOGY AT HARVARD COLLEGE, Cambridge, Mass., gr. in-4°.

MISCELLANÉES BIOLOGIQUES dédiées au professeur A. Giard à l'occasion du 25e anniversaire de la fondation de la Station zoologique de Wimereux, 1 vol. gr. in-4°, Paris, 1899.

MISSION SCIENTIFIQUE AU MEXIQUE ET DANS L'AMÉRIQUE CENTRALE. Recherches zoologiques, gr. in-4°, Paris, 1870-19...

REPORT ON THE SCIENTIFIC RESULTS OF THE VOYAGE OF H. M. S. CHALLENGER, during the years 1873-76. 50 vol. in-4°. Londres, 1880-1895.

Résultats des campagnes scientifiques accomplies sur son yacht par Albert Ier, prince souverain de Monaco, gr. in-4°, Monaco, 1889-19...

Société scientifique et Station zoologique d'Arcachon, travaux des laboratoires, in-8°, Paris.

The fauna and flora of Valencia harbour, on the West coast of Ireland, 1 vol. in-12, Dublin, 1900.

The Ray Society instituted MDCCCXLIV, in-8°, Londres, 1846-19...

MÉMOIRES ET VOLUMES ISOLÉS

A

Agassiz (A.). — Notes on the described Species of *Holconoti* found on the Western coast of North America, Boston, 1861.

Agassiz (A.). — The mode of development of the Marginal tentacules of the free Medusæ of some Hydroids, Boston. 1862.

Agassiz (A.). — Synopsis of the Echinoids collected by Dr. W. Stimpson on the North Pacific Exploring Expedition, Philadelphia, 1863.

Agassiz (A.). — On the Embryology of Echinoderms, Boston, 1864.

Agassiz (A.). — On the Young Stages of a few Annelids, New-York, 1866.

Agassiz (A.). — Description of *Salpa Cabotti*, Boston, 1866.

Agassiz (A.). — On the Habits of a Few Echinoderms, Boston. 1869.

Agassiz (A.). — Systematic zoology and nomenclature, 1871.

Agassiz (A.). — Embryology of the *Ctenophorae*, Cambridge, Mass., 1874.

Agassiz (A.). — On viviparous *Echini* from the Kerguelen Islands, Boston, 1876.

Agassiz (A.). — Preliminary report on the « Challenger » *Echini*. Cambridge, 1879.

Agassiz (L.). — Bibliographia zoologiæ et geologiæ, 4 vol., London, 1848-1851.

Paru le 10 Juillet 1901.

Les directeurs :

H. de Lacaze-Duthiers, G. Pruvot et E.-G. Racovitza.

Les gérants : Schleicher frères.

31602. — Versailles. Société anonyme des imprimeries Gérardin

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

H. DE LACAZE-DUTHIERS
Membre de l'Institut,
Fondateur des Archives et des Laboratoires de Roscoff et Arago.

G. PRUVOT ET E. G. RACOVITZA

3e SÉRIE, T. IX NOTES ET REVUE N° 5.

XI

LES MOEURS DU *GIRARDINUS DECEMMATULATUS* POISSON VIVIPARE

par N. ZOLOTNISKY

Vice-Président de la section Ichthyologique
de la Société d'Acclimatation Impériale de Russie, à Moscou

Les poissons vivipares ne sont pas aussi rares qu'on pourrait le croire. Parmi les 9 à 10,000 espèces vivantes de poissons de mer et d'eau douce on en compte bien 200 à 300 espèces vivipares. Malheureusement, les mœurs de ces êtres curieux (*Zoarces vivipares* excepté) n'ont pas encore été jusqu'à présent étudiés en aquarium, cependant ils le méritent bien, comme le lecteur pourra s'en assurer par ce qui suit.

Le poisson vivipare dont je vais décrire les mœurs a été apporté à Berlin l'année dernière. Il porte le nom de *Girardinus decemmaculatus* et appartient à la famille des *Cyprinodonidæ*, dont le représentant européen, *Cyprinodon hispanicus*, a été si bien décrit et étudié par feu M. CARBONNIER. Ce *Girardinus* est originaire de l'Amérique du Sud, de Buenos-Ayres, où il habite les rivières et les ruisseaux, et

où il est aussi commun que le petit Gardon dans nos eaux douces.

Il est très petit de taille. La femelle atteint à peine 5 centimètres et le mâle est encore plus petit : il n'a que 3 centimètres. Son corps allongé, fusiforme, est d'un gris argenté et presque transparent. La femelle a une bande transversale, ou mieux, une tache noire allongée, et le mâle en a dix de ces taches, qui lui ont valu son nom scientifique : *decemmaculatus*.

Ce qu'il y a de plus curieux dans ce poisson, c'est la nageoire abdominale du mâle qui a la forme d'un petit tube muni d'un crochet au bout. Le mâle s'en sert comme d'une main et peut la faire mouvoir de tous les côtés, la baisser et la soulever. Cette nageoire est en même temps son organe génital externe. En passant près de la femelle, surtout quand arrive le moment du frai, il soulève cet organe si haut qu'il arrive à toucher, avec, sa mâchoire inférieure ou ses ouies, et a l'air de vouloir en transpercer la femelle. Malheureusement je n'ai pas eu l'occasion d'assister jusqu'à présent à l'accouplement de ces poissons, mais aux dires d'un amateur allemand, M. Leifeld, cet acte se fait tout à fait à la manière de mammifères et avec la rapidité de l'éclair. En décrivant cet acte, M. Leifeld ne dit cependant rien de la pose que prennent les conjoints. Les passes préparatoires du mâle, que j'ai observées, me semblent indiquer qu'à ce moment, les deux poissons ont les têtes tournées vers le bas.

Les *Girardinus* se reproduisent plusieurs fois par an et la naissance des petits ne dépend ni de la saison, ni de la température de l'eau. Un amateur moscovite, M. A. Gouskoff, qui a fait venir un couple de ces poissons en plein été, a eu quatre éclosions successives. La première a eu lieu le 18 juin (style russe) à la température de + 20° Réaumur ; la seconde, le 26 juillet, à la température de + 21° Réaumur ; la troisième le 10 septembre, à la température de + 16° Réaumur ; la quatrième, le 22 octobre, à la température de + 14°,5 Réaumur.

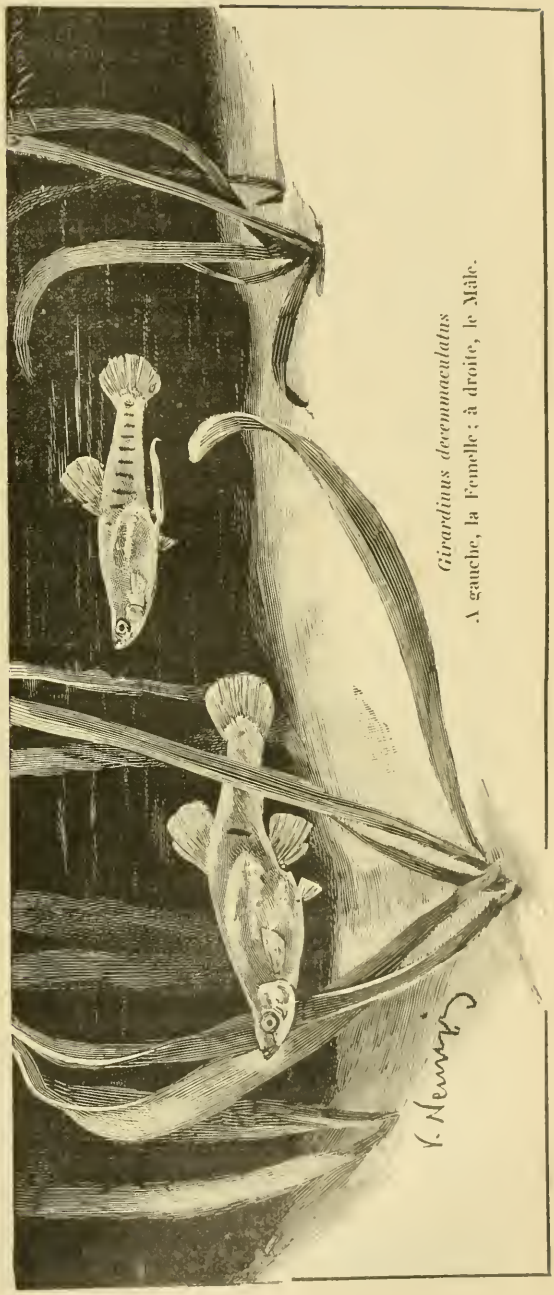
L'abaissement de la température n'a pas eu, comme on pourrait s'y attendre, d'influence néfaste sur la quantité des alevins ; au contraire, il lui a été propice (ce qui est fort curieux pour un poisson subtropical habitué à une haute température [1]), car la première fois les alevins étaient au nombre de 28 ; la seconde fois au nombre

[1] A moins que l'eau des rivières et des ruisseaux qu'il habite ne soit froide.

de 22 ; la troisième au nombre de 36 et la quatrième fois au nombre de 43.

L'intervalle ou nombre de jours entre les naissances, qui est chez la plupart des poissons ovipares ayant plusieurs pontes successives presque le même, est fort irrégulier chez les Girardinus. Ce nombre entre la première et la seconde ponte a été de 38 jours ; entre la seconde et la troisième, de 58 jours ; entre la troisième et la quatrième, de 42 jours.

La naissance des alevins est fort curieuse à observer. La femelle, lorsqu'elle s'apprête à mettre au monde ses petits, est très agitée. Elle cherche à se cacher et choisit les endroits les plus sombres et les plus herbeux de l'aquarium. Des sortes de crampes précèdent chaque parturition. Les alevins sortent par paire : l'un sort la tête en avant et



l'autre la queue en avant. Entre l'apparition de chaque paire, il y a une pause de 10 à 15 minutes pendant lesquelles la femelle se repose. La parturition commence ordinairement de bon matin et dure plusieurs heures.

Pendant tout ce temps le mâle ne reste pas inactif : il remplit auprès de sa compagne, à ce qu'il m'a semblé, le rôle de sage-femme. Il observe continuellement le ventre de son épouse et le lui pince de temps en temps : cela doit, probablement, faciliter la sortie des alevins.

Les nouveaux-nés sont très grands comparativement à la taille de leur mère, et il m'est tout à fait impossible de comprendre comment un poisson si petit peut contenir une telle quantité d'alevins. Il est vrai que, pendant les derniers jours de la gestation, le corps de la femelle est tellement gonflé qu'elle ressemble à un petit tonneau ou à un petit cigare fortement bourré, et qu'il se forme une espèce de sillon sur son dos ; néanmoins, si on rassemblait toute la quarantaine d'alevins et si on essayait de les remettre dans l'espace qu'ils occupaient avant leur naissance, je suis sûr qu'on ne le pourrait pas. Dans ces conditions, on se demande si leur corps ne se gonfle pas d'eau au moment de la parturition. C'est un fait fort intéressant qu'il faudrait encore étudier de plus près.

Les nouveaux-nés sont parfaitement formés et n'ont pas de vésicule ombilicale. Au moment de la naissance, ils tombent au fond de l'eau, mais un instant après ils s'élèvent vers la surface, se mettent à nager et à faire la chasse aux infusoires qui leur servent de nourriture.

Il est si curieux de voir ces tout petits êtres se jeter sur leur proie, et ouvrir et fermer la bouche comme de grands poissons, qu'on ne peut se lasser de les admirer. Cela se voit surtout bien quand on les observe au moyen d'une grande loupe.

Au commencement tous les alevins ont la nageoire abdominale courte comme leur mère et se ressemblent[1] à tel point qu'il n'y a pas moyen d'en distinguer le sexe ; on dirait qu'ils sont tous des femelles. Ils conservent cette uniformité même après avoir atteint la longueur de 2 à 3 centimètres. Mais à partir du troisième, et quelquefois du cinquième mois (cela dépend de la quantité de nourriture

[1] Ils ne diffèrent un peu que par la couleur : les uns sont plus foncés, les autres plus clairs ; plus tard, cette différence se perd. Il serait fort intéressant de savoir si cette différence dans la nuance n'indique pas une différence de sexe.

qu'on leur donne), la nageoire abdominale, chez quelques-uns des poissons, commence à s'allonger, à se rétrécir et à former un petit tube et plusieurs des soi-disant femelles se transforment en mâles.

J'ai pu observer plusieurs fois cette transformation et, en ce moment, je possède trois petits poissons dont la nageoire est à différents stades de développement. Chez l'un elle ne commence qu'à s'allonger, chez l'autre elle est très allongée, mais elle n'est pas encore en forme de tube et, chez le troisième, le tube est déjà formé, mais n'a pas encore de petit crochet. Il est curieux de constater qu'en s'allongeant, la nageoire conserve aussi les deux couleurs primitives de ses rayons marginaux : l'orangé et le noir. Ces couleurs ne disparaissent que lorsque l'organe mâle s'est entièrement formé. Alors il devient tout à fait transparent comme du verre.

Le petit crochet du tube ne se forme qu'en dernier lieu. Aussi longtemps que la nageoire abdominale des alevins ne fait que s'allonger, les mâles adultes ne font pas attention à ceux-ci ; mais dès qu'elle prend la forme de tube et que le petit crochet commence à poindre, ils se mettent à les poursuivre, pincent le petit crochet avec la bouche et essayent même, à ce qu'il m'a semblé, de l'arracher. Ils le font certainement par jalousie, car j'ai assisté à ces attaques des mâles adultes chaque fois qu'il y avait dans l'aquarium une femelle entourée de plusieurs adorateurs concurrents.

Les alevins grandissent très vite. Au bout de quinze jours, leur taille a presque doublé. Quant à la maturité, elle est atteinte plus ou moins vite suivant la quantité de nourriture qu'on leur donne ; plus on les nourrit, plus vite ils se développent. M. A. Gorskoff a eu des alevins qui ont atteint la maturité et qui se sont reproduits à 5 mois. Les femelles grandissent et se développent bien plus vite que les mâles.

Les mâles adultes ont dix taches dont neuf disparaissent, à ce qu'on dit, quand l'eau dans l'aquarium n'est pas assez chaude, n'est pas assez aérée ou n'est pas assez bien éclairée ; cependant, mes animaux ainsi que ceux des autres amateurs moscovites n'ont jamais eu qu'une seule tache. A quoi cela tient-il ? Je n'arrive pas à le comprendre, car nos petits poissons ne manquent ni de chaleur, ni de lumière.

Ne serions-nous pas en présence d'une autre espèce de *Girardinus* ou du moins d'une variété ? Quant à la femelle, elle n'a qu'une seule tache, comme je l'ai déjà indiqué, qui ne disparaît jamais.

Cette tache, à ce qu'il me semble, indique même son degré de maturité, car j'ai remarqué plusieurs fois que les mâles commencent à faire la cour aux femelles, aussitôt que la tache devient très prononcée.

Cet été, craignant que les adultes ne mangent les nouveau-nés, j'ai isolé la femelle qui allait accoucher et j'ai élevé les alevins avec leur mère dans le même aquarium. Quel fut mon étonnement lorsqu'au bout de cinq ou six semaines, je vis que ma femelle était de nouveau en gestation, et que parmi les alevins qui avaient déjà eu le temps de grandir, il y en avait des petits qui venaient de naître. Est-il possible que la femelle ait accouché sans accouplement préalable? Là-dessus, j'ai retiré tous les petits de l'aquarium et je l'ai laissée toute seule. Cinq semaines après elle eut de nouveau des petits.

J'étais si étonné de ce fait extraordinaire que je n'osais le communiquer à mes collègues. J'attendais qu'il se répète encore une fois. Je viens maintenant de lire dans un journal allemand que le même cas a été observé par un naturaliste berlinois. Un *Girardinus* femelle a aussi donné naissance plusieurs fois à des petits sans avoir de rapport avec le mâle. S'agit-il ici d'un cas de vraie parthénogénèse?...

Je laisse aux spécialistes le soin de résoudre la question. Je me borne à attirer leur attention sur ce point et les invite à étudier ce poisson, à l'état normal et pendant la gestation, pour que nous puissions avoir l'explication de ce fait extraordinaire.

Ces charmants petits poissons sont fort peu exigeants. Je les garde dans un petit bocal (15 centimètres de diamètre et 22 centimètres de hauteur) sur ma table de travail, de sorte qu'en écrivant ces lignes j'ai le plaisir de les voir nager et se livrer à leurs joutes amoureuses. Le fond du bocal est garni de gravier et de petits galets auxquels sont accrochées de grosses touffes de plantes aquatiques (*Fontinalis antipyretica*), de Chara (*Chara fragilis*), qui poussent parfaitement dans l'eau sans être plantées. A la surface de l'eau nagent aussi quelques Lentilles d'eau et beaucoup de *Riccia*. En été, ou plutôt pendant toute la saison chaude, je nourris mes poissons de petits crustacés (*Cyclops, Daphnia,* etc.) que je leur jette dans le bocal en assez grande quantité, au fur et à mesure qu'ils les mangent. Ils en sont fort friands et il faut voir avec quelle avidité ils font la chasse à leur gibier. On m'apporte ces crustacés de

l'étang voisin, mais avant de les donner à mes poissons, je les garde dans un bocal à part, rempli d'eau propre, pour les débarrasser de vase et pour ne pas introduire en même temps chez mes poissons des insectes nuisibles. En hiver, je nourris mes poissons de larves rouges de cousins (*Chironomus plumosus*), que je coupe en petits morceaux avec des ciseaux.

Quant aux alevins, ils se nourrissent au commencement d'infusoires qu'ils trouvent sur les plantes aquatiques et au fond de l'eau, dans la vase et dans le gravier ; ensuite je leur donne de petits *Cyclops* qui se reproduisent facilement si on les garde dans un bocal à part.

Il ne faut jamais garder les alevins dans le même aquarium que leurs parents, car ces derniers sont fort friands (surtout le mâle) d'alevins et les mangeraient sans pitié.

Je garde mes petits poissons dans un aquarium à part, où je les transporte dès qu'ils sont nés. Je ne les mets pas avec les grands avant qu'ils n'aient atteint la taille de 2 centimètres.

Bien que les *Girardinus* viennent des pays chauds, ils supportent facilement, comme je l'ai déjà dit, les basses températures. En hiver, il m'est arrivé plus d'une fois de les mettre sur la fenêtre et de les y laisser pendant toute la nuit ; quoique la température de l'eau de leur aquarium ait baissé parfois jusqu'à + 7 et même + 6° Réaumur, mes poissons restaient aussi gais et vifs qu'ils l'étaient à + 15° et + 16° Réaumur, température habituelle de leur eau. En été, au contraire, au mois de juin, la température de l'eau monte souvent jusqu'à + 25° Réaumur et mes animaux ne s'en trouvait pas plus mal.

En général, c'est un poisson si rustique, si curieux et si facile à garder, que je le recommande à tous les amateurs d'aquarium et surtout aux anatomistes qui, j'en suis sûr, trouveraient dans leur structure, et surtout dans l'étude de leurs organes génitaux, bien des choses inattendues.

COMPTES RENDUS BIBLIOGRAPHIQUES

XII

A. Chantemesse et W.-W. Podwyssotsky. — *Les Processus généraux* I. Histoire naturelle de la maladie. Hérédité. Atrophies. Dégénérescences. Concrétions. Gangrènes. Un volume in-8° jésus de 444 pages.

avec 55 figures en noir et 107 en couleurs. C. Naud, éditeur, 3, rue Racine, Paris (Prix broché : 22 francs).

Un ouvrage important en médecine vient de paraître chez Carré et Naud, rue Racine, n° 3, Paris.

Il est de MM. Chantemesse et Podwyssotsky.

Bien qu'il traite de matières différentes de celles qui se trouvent dans les *Archives*, il n'est pas inutile de montrer que, dans bien des questions de pathologie, les études expérimentales et zoologiques ne manquent pas d'application.

Une citation suffira pour en donner la preuve.

On sait combien les pathologistes ont discuté sur l'inflammation à tous les points de vue.

On sait qu'elle est caractérisée par de la douleur, de la tuméfaction, de la chaleur, et la présence de cellules blanches dans les tissus enflammés. Lorsque Cohnheim eut découvert la diapédèse des globules blancs, il attribua à la sortie de ces globules tous les phénomènes inflammatoires. Binz ayant, de son côté, découvert que la quinine, poison des globules blancs, les immobilisait, Helmholtz soutint que la quinine devant s'opposer à la diapedèse était le remède de l'inflammation. Virchow et Cornil démontraient qu'il existait, dans l'inflammation, d'autres éléments, et finalement Metchnikoff, après sa grande découverte de la phagocytose, chercha, avec l'étude des animaux inférieurs, la clef de cette énigme qu'était l'inflammation. C'est sur un Daphnie que Metschnikoff a fait ses observations. Quand ce petit crustacé est attaqué par un microbe qui est une cause d'inflammation, « on voit qu'autour du microbe envahis-« seur, viennent se rassembler des cellules mobiles, des globules blancs, qui l'entourent, « le rongent et parfois le digèrent. Si le parasite résiste à l'attaque des cellules de « l'organisme, il pullule et la Daphnie meurt... Ces cellules sont des phagocytes. »

La même observation a été faite sur des invertébrés plus parfaits que la Daphnie, sur des vertébrés, sur l'homme, et l'on assiste au même spectacle, à l'intervention d'un « phénomène primordial et essentiel, la réaction des phagocytes ».

Voici à quelle conclusion a conduit l'observation des animaux.

« L'inflammation n'est point une maladie, comme l'ont dit les pathologistes, c'est le contraire, c'est la réaction bienfaisante contre la cause d'une maladie. Ce n'est pas elle qu'il faut combattre, il faut, au contraire, la favoriser... »

Ces citations montrent dans quel esprit est conçu l'ouvrage de MM. Chantemesse et Podwissotsky, et surtout combien les observations, les expériences faites sur les animaux fort inférieurs peuvent éclairer les grandes questions de pathologie humaine.

H. de L.-D.

XIII

Dr Ernest Gaupp. — *A Ecker's und R. Wiederscheim's Anatomie des Frosches auf Grund eigener Untersuchungen durchaus neu bearbeitet.* — Dritte Abtheilung. Erste Hälfte. *Lehre von den Eingeweiden.* Un volume de 439 pages, avec 95 figures dans le texte. Friedrich Vieweg und Sohn, Braunschweig, 1901 (Prix : 15 marks).

La Grenouille partage avec le Lapin et le Cochon d'Inde le peu enviable honneur de servir de sujet de prédilection pour les expériences physiologiques et pour les études histologiques. Mais plus favorisée que ses confrères, depuis longtemps déjà Ecker et Wiederscheim lui avaient consacré une monographie bien connue qui a rendu d'inestimables services aux physiologistes et histologistes.

Bien des découvertes et bien des interprétations nouvelles virent le jour depuis l'apparition de cette monographie, aussi une mise à point s'imposait.

Il faut vivement féliciter le professeur Gaupp d'avoir eu le courage de l'entreprendre. Je dis courage, car rien que pour cette partie qui traite des viscères, il y a 36 pages de bibliographie, en texte serré que l'auteur a utilisé consciencieusement comme l'on peut s'en convaincre en parcourant le volume. Un pareil traité ne s'analyse pas, quoiqu'il soit plus qu'un simple traité, c'est-à-dire une compilation de travaux antérieurs. Bien des points ont été revus et complétés ; on peut s'en rendre compte rien qu'en examinant les figures, excellentes et bien choisies, dont la grande majorité sont originales. Je me contenterai de noter l'esprit général dans lequel ce fascicule est conçu.

Sont décrits : Le tube digestif et ses annexes, les organes respiratoires, la glande thyroïde, les organes branchiaux et leurs dérivés, l'appareil urogénital, le cloaque et la cavité générale. Cette description n'est pas seulement anatomique et histologique, le développement de chaque organe est soigneusement indiqué et de même son fonctionnement ; c'est une véritable anatomie « explicative » que Gaupp nous a donnée. Et ce que je me permettrai de louer surtout dans cette anatomie, ce qui constitue une innovation que je crois heureuse, c'est que l'auteur a tenu compte aussi de l'éthologie de la Grenouille. Ainsi, au chapitre des organes génitaux, 10 pages sont consacrées au rut et accouplement, aux rapports numériques des mâles et femelles, à la ponte et même aux rapports sexuels en captivité. Tout le monde est d'accord aujourd'hui qu'on ne peut faire de l'anatomie sans tenir compte du développement et de la physiologie, mais on est encore refractaire à l'idee que la connaissance des mœurs et de la biologie peuvent être nécessaires et mêmes utiles. Et pourtant, il en est ainsi. Un seul exemple suffira à la démonstration : Comment comprendre l'hypertrophie de certains muscles des bras chez le mâle des grenouilles, comment expliquer la callosité qui se forme sur les pouces des membres antérieurs, si on ne connaît pas les mœurs de cet animal ; ces deux curieuses particularités sont dues, en effet, uniquement à la nécessité pour le mâle de maintenir solidement la femelle pendant l'accouplement. Les muscles hypertrophiés serrent vigoureusement la femelle sous les aisselles ; les callosités des pouces permettent au mâle de fixer les pattes antérieures sur la peau lisse de sa visqueuse compagne.

Je suis donc fort heureux de constater que cette idée, qui m'a toujours été chère, est partagée par un homme de la compétence du professeur Gaupp. Je l'en félicite vivement de l'avoir si brillamment appliquée à son traité ; je me permettrai seulement de lui faire le léger reproche de s'en être, pour ainsi dire, excusé. En effet, dans l'« Ankündigung », il dit que dans son livre « wurden viele Dinge berücksichtigt, die in einer « Anatomie » auch wohl hätten fortbleiben können », sans qu'on puisse le reprocher à l'auteur. Et parmi ces « Dinge », il cite surtout les « allgemein-biologische Dinge ». Son livre est la démonstration parfaite que dorénavant ces « Dinge » ne doivent plus manquer dans un livre d'anatomie et que bientôt leur absence sera vivement reprochée aux auteurs. Il est à espérer que, dans l'introduction qui sera annexée à l'ouvrage une fois complet, le professeur Gaupp pose hardiment cette question et s'en fasse le champion.

J'exprime aussi l'espoir que ce livre excellent et utile sera bientôt traduit en français. Nombreux sont ceux qui pourraient l'utiliser, et non seulement les physiologistes, histologistes et anatomistes pourront y puiser des données utiles à leur travail, mais même des sujets de recherches, car l'auteur n'a pas manqué de signaler les questions controversées et l'absence de données suffisantes pour tous les points traités dans cet ouvrage,

E. G. R.

XIV

H. Beauregard. — *Matière médicale zoologique. Histoire des drogues d'origine animale,* revisé par M. Couttière, avec préface de M. d'Arsonval, un volume in-8° carré de 424 pages, avec 4 planches en couleurs, hors texte, et 144 figures en noir. C. Naud, éditeur, 3, rue Racine, Paris, VIe (Prix broché : 12 francs).

Voici un très beau volume, supérieurement illustré, qui, certainement, va rendre de très grands services à ceux qui, de près ou de loin, touchent à la pharmacie. Mais ce n'est pas pour cela que je me permet de le présenter aux lecteurs des *Archives*. Je ne veux pas dire que la connaissance des produits pharmaceutiques qu'on peut retirer des animaux dont il étudie la structure, puisse nuire à un zoologiste ou même ne pas lui rendre éventuellement service dans ses recherches, mais la Zoologie est devenue une science si compliquée, il y a tant de choses extra-zoologiques qu'on doit nécessairement connaître, qu'on peut à la rigueur se consoler d'ignorer que le Bézoard est un calcul intestinal de *Capra ægagrus* ou d'ignorer que les cornes du Cerf ou le sabot de l'Elan sont inscrits au Codex. Mais le livre de Beauregard possède un intérêt purement zoologique, car on y trouve, sur trois groupes d'animaux, des observations personnelles de l'auteur. Ce sont surtout les détails qu'il donne sur les glandes odorantes des Viveridés, du Castor et des Chevrotins porte-musc qu'il faut signaler. L'auteur a longuement étudié cette question, et le chapitre de son livre, qui s'en occupe, doit être considéré comme un mémoire original. La plupart des figures, qui accompagnent sa description sont publiées ici pour la première fois. Elles sont d'ailleurs fort bien exécutées et très démonstratives.

Je signale aussi son chapitre sur les Cétacés, groupe qui a longtemps occupé l'auteur, et la partie où est exposée l'histoire des Insectes vésicants, qui est un bon résumé des métamorphoses si extraordinaires de ces Coléoptères.

La photographie joue un grand rôle dans l'illustration abondante de ce volume. Il faut en féliciter l'auteur et l'éditeur, car la photographie est toujours documentaire, tandis que le dessin, quelle que soit son exactitude, est toujours une interprétation plus ou moins fidèle de l'objet représenté.

J'attire, en terminant, l'attention de qui de droit sur l'index du volume. De nombreuses erreurs se sont glissées dans les chiffres indiquant les pages : Andol-Andol est introuvable à la page 300, Baisonges à la page 356, Epicauta à la page 279, etc. Ces légères erreurs devront disparaître dans les éditions qui ne manqueront pas de se suivre.

E. G. R.

XV

D. Jordell. — *Répertoire bibliographique des principales revues françaises pour l'année 1899,* 3e année, un volume in-8° de 359 pages, publié par la librairie Nilson, 7, rue de Lille, Paris, 1901 (Prix : 18 francs).

On ne saurait trop encourager les publications bibliographiques, surtout lorsqu'elles sont exécutées avec la conscience et la méthode mise en œuvre par M. Jordell. La

bibliographie est actuellement le cauchemar de l'ecrivain scientifique, et sans l'aide de publications semblables, il ne pourrait, certes, s'en tirer avec honneur. C'est donc aux intéressés de soutenir ces utiles entreprises qui demandent du dévouement de la part des rédacteurs et du désintéressement de la part des éditeurs qui les publient.

Le répertoire de M. Jordell n'est pas à son coup d'essai. C'est la 3a année qui vient de paraître. L'auteur est d'ailleurs bien connu par ses travaux bibliographiques, puisque c'est lui qui rédige le *Grand Catalogue général de la Librairie française*. M. Stein, le bibliographe si estimé, a aidé l'auteur dans son travail et a pris, pour ainsi dire, la publication sous son patronage autorisé.

J'ai pu constater que cette publication fait de grands progrès à chaque volume. 346 revues ont été analysées cette année, 90 de plus que l'année dernière. 30,000 articles ont été méthodiquement classés. Le Répertoire debute par la liste des revues répertoriées. Vient ensuite une liste des tables de périodiques publiés en 1899-1900. Ensuite la nomenclature des articles par ordre alphabétique des matières, puis par ordre alphabétique des noms d'auteurs. Et en supplément, on trouve la liste de toutes les revues analysées, avec le nom des directeurs, l'adresse des éditeurs, la périodicité, le prix du numéro et de l'abonnement. Il y a, comme l'on voit, de quoi satisfaire tout le monde.

E. G. R.

XVI

BIBLIOTHÈQUE DU LABORATOIRE ARAGO [1]

MÉMOIRES ET VOLUMES ISOLÉS

A *(suite)*.

Agassiz (A.). — Embryology of the Starfish. Cambridge, Mass., 1861.

Agassiz (A.). — Embryology of the Ctenophoræ, Cambridge, Mass., 1874.

Agassiz (A.). — On *Arachnactis brachiolata*, a species of floating *Actinia*, Boston, 1863.

Agassiz (A.). et Witman (C.-O.). — On the development of some pelagic fish eggs. — Washington, 1884.

Agassiz (E.-C. et Al.). — Seaside studies in natural history, Radiates Boston, 1865.

Agassiz (L.). — On the Beroid Medusæ of the shores of Massachussetts, Washington, 1849.

Agassiz (L.). — Contributions to the natural history of the Acalephæ of North Amerika. Washington, 1849.

Agassiz (L.). — On the morphology of the *Medusæ*. Charleston, 1850.

Agassiz (L.). — On the principles of classification in the animal Kingdom, Charleston, 1850.

Agassiz (L.). — On the structure of the Halcyonoid *Polypi*, Charleston. 1850.

[1] Voir *Notes et Revue* 1901, nos 2 et 4.

AGASSIZ (L.). — De l'espèce et de la classification en Zoologie, Paris, 1869.

ALDER (J.) and HANCOCK (A.). — A Monograph of the British Nudibranchiate *Mollusca*, London, 1845.

ALEZAIS (H.). — Contribution à la Myologie des Rongeurs, Paris, 1900.

ALEZI (V.). — Sulla Borsa di Fabricio negli Uccelli, Milan, 1875.

ALLMAN (G.-J.). — A Monograph of the fresh-water Polyzoa, London, 1856.

ALLMAN (G.-J.). — On *Limnocodium Victoria*, a new Hydroid Medusa of fresh water, London, 1880.

ALLMAN (G.-J.). — A monograph of the Gymnoblastic or Tubularian Hydroids, 2 vol. London, 1871-1872.

ALLMAN (M.-D.). — Diagnoses of new genera and species of *Hydroida*, London.

ALLMAN (M.-D.). — On the structure and development of *Myriothela*, London, 1875.

ALLMAN (M.-D.). — On the structure and systematic position of *Stephanoscyphus mirabilis*, the type of a new order of *Hydrozoa*, London, 1871.

ALIX (E.). — Essai sur l'appareil locomoteur des Oiseaux, Paris, 1871.

AMANS (P.). - Recherches anatomiques et physiologiques sur la larve de l'*Aeschna Grandis*, Paris, 1881.

ANDERSON (J.) et BEDDARD (F.-E.). — Report on Annelids from the Mergui Archipelago, London.

ANDREWS (E.-A.). — Filose activity in metazoan eggs, Baltimore, 1898.

ANDREWS (G.-F.). — On a method found useful in preservation of protoplasmic spinnings, 1897.

ANDREWS (G.-F.). — The living substance, as such and as organism, Boston, 1897.

ANGLAS (J.). — Observations sur les métamorphoses internes de la Guêpe et de l'Abeille, Lille, 1900.

APATHY (St.). — Die Mikrotechnik der thierischen Morphologie, Brunswick, 1896.

ARNESEN (E.). — Meeresfauna von Bergen, *Calcarea*, Bergen, 1901.

ARTHUS (M.). — La coagulation du sang, Paris.

ASHWORTH (J.-H.). — Report on the *Xeniidae* collected by Dr Willey, Cambridge, 1900.

AURIVILLIUS (C.-W.-S.). — Die Maskirung der oxyrhynchen Dekapoden, Stockholm, 1889.

AURIVILLIUS (C.-W.-S.). — Ueber Symbiose als Grund accessorischer Bildungen bei marinen Gastropodengehäusen, Stockholm, 1891.

AURIVILLIUS (C.-W.-S.). — Das Plankton der Baffins Bay und Davis Strait, eine thier-geographische Studie, Upsal, 1896.

AURIVILLIUS (C.-W.) — Die Beziehungen der Sinnesorgane amphibischer Dekapoden zur Lebensweise und Athmung, Upsal, 1893.

AURIVILLIUS (C.-W.). — Studien über Cirripeden, Stockholm, 1891.

AURIVILLIUS (O.-Ch.). — On a new genus and species of *Harpacticida*, Stockholm, 1879.

AYERS (H.). — On the development of *Œcanthus Niveus* and its parasite, *Teleas*, Boston, 1881.

AYERS (H.). — The Ear of Man, Boston, 1891.

AYERS (H.). — Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Dipnoër, Iéna, 1885.

AYERS (H.). — Untersuchungen über *Pori abdominales*, Leipzig, 1881.

B

BABOR (J.-F.).— Doplnky k známostem O Ceskych Slimàcich, Prague, 1894.

BABOR (J.) et KOSTAL (J.). — Prispěvky ku poznàni pomeru pohlavnich u nèkterych Limacidu, Prague, 1893.

BABOR (J.) et KOSTAL (J.). — O nové Ceské *Campylaei*, Prague, 1894.

BAIRD (W.). The naturel history of the British *Entomostraca*, London, 1850.

BAKER (H.). — Essai sur l'histoire naturelle du Polype, trad. franç. Paris, 1744.

BALBIANI (G.). — Leçons sur les Sporozoaires, Paris, 1884.

BALBIANI (G.). — Étude sur le Loxode, Paris, 1890.

BALBIANI (E.-G). — Sur la structure et la division du noyau chez le *Spirochona gemmipara*, Paris, 1895.

BALFOUR (F.-M.). — On the development of the spinal nerves in Elasmobranch Fishes, London, 1875.

BALFOUR (F.-M.). — A monograph on the development of Elasmobranch Fishes, London, 1878.

BALFOUR (F.-M.). — Traité d'Embryologie et d'Organogénie comparées t. I et II, Paris, 1883-1885.

BALFOUR (Fr.-M.). — Works, memorial edition, edited by M. FOSTER and A. SEDGWICK, 4 vol., London, 1885.

BAMBEKE (Van). — Sur les trous vitellins que présentent les œufs fécondés des Amphibiens, Bruxelles, 1870.

BARBOZA DU BOCAGE (J.-V.). — Éponges siliceuses nouvelles de Portugal et de l'île Saint-Iago (archipel de Cap-Vert), Lisbonne, 1869.

BARBOZA DU BOCAGE (J.-V.).— Aves da possessões portuguezas da Africa occidental, Lisbonne, 1871.

BARROIS (J.). — Mémoire sur l'Embryologie des Bryozoaires, Lille, 1877.

BARROIS (J.). — Recherches sur le cycle génétique et le bourgeonnement de l'Anchinie, Paris, 1885.

BARROIS (TH.).—Les *Pori Aquiferi* et les ouvertures des glandes byssogènes à la surface du pied des Lamellibranches, Lille, 1883.

Barrois (Th.). Les glandes du pied et les pores aquifères chez les Lamellibranches, Lille, 1885.

Barrois (Th.). — Sur un Acarien nouveau (*Uropoda Orchestiidarum*), commensal des Talitres et des Orchesties, Lille, 1887.

Barrois (Th.). — Note sur quelques points de la Morphologie des Orchesties, Lille, 1887.

Barrois (Th.). — Note préliminaire sur la faune carcinologique des Açores, Lille, 1887.

Barrois (Th.). — Recherches sur la faune des eaux douces des Açores. Lille, 1896

Barrois (Th.) et Moniez (R.). — Catalogue des Hydrachnides recueillies dans le nord de la France, Lille, 1887.

Bashford Dean. — On the Vertebral Column, fins and ventral armoring of *Dinichthys*, New-York, 1896.

Bashford Dean. — Note on the ventral armoring of *Dinichthys*, New-York, 1897.

Bashford Dean. — Notes on the spawning habits of the Brook Lamprey (*Petromyzon Wilderi*), New-York, 1897.

Bashford Dean. — On a new Species of *Edestus*, *E. Leconteï*, from Nevada, New-York, 1897.

Bashford Dean. — A Californian marine biological station, Edinburgh, 1897.

Baster (J.). — Opuscula subseciva, observationes miscellaneas de animalculis et plantis, Harlem, 1762.

Bastian (H.-Ch.). — On the anatomy and physiology of the Nematods parasitic and free, London, 1866.

Bataillon (E.). — Recherches anatomiques et expérimentales sur la métamorphose des Amphibiens anoures, Paris. 1891.

Bataillon (E) — Etude préliminaire sur la cinèse nucléolaire dans l'histolyse chez les Amphibiens, Lyon. 1890.

Batelli (A.). — Studio istologico degli organi sessuali complementari in alcuni Molluschi terrestri, 1879.

Batelli (A.). — Contribuzione all' Anatomia ed allea Fisiologia della larva dell' *Eristalis tenax*, Rome.

Batelli (A.). — Istologia della pelle, nei Pesci Teleostei. *Firenze*.

Bather (F.-A.). — The Crinoidea of Gotland Stockholm, 1893.

Bather (F.-A.). — The swedish marine biological station, London, 1895.

Baudelot (M.-E.). — Recherches d'Anatomie et de Physiologie comparées, Strasbourg, 1869.

Baudelot (M.-E.). — Etude sur l'Anatomie comparée de l'encéphale des Poissons, Strasbourg, 1869.

Baudelot (E.). — De la Zoologie et de ses divisions, Montpellier, 1873.

Baudelot (E.). — Note sur un procédé relatif à la dissection du système nerveux chez les Poissons, Montpellier, 1877.

BAUDELOT (H.). — Recherches sur le système nerveux des Poissons. — Paris, 1883.

BAUME (R.). — Odontologische Forschungen. — Leipzig, 1882.

BEAUVISAGE (G.). — L'Observation scientifique. Introduction à l'étude des sciences naturelles. — Lyon, 1892.

BEDDARD (F.-E.). — On the Anatomy and Histology of Pleurochæta Moseleyi. — Edinburgh, 1883.

BEDDARD (F.-E.). — Preliminary notice of the *Isopoda* collected during the voyage of H. M. S. « Challenger » Part. I. *Serolis*. London, 1884.

BEDDARD (F.-E.). — On some points in the structure of *Hapalemur griseus*. — London, 1804.

BEDDARD (F.-E.). — On the reproductive organs in the genus *Eudrilus*. — Edinburg, 1886.

BEDDARD (F.-E.). — Observations on the development and structure of the ovum in the *Dipnoi*, London, 1886.

BEDDARD (F.-E.). — On certains points in the visceral anatomy of, *Balæniceps Rex*, London, 1888.

BEDDARD (F.-E.). — On the Respiratory Organs in certain Diving Birds. London, 1888.

BEDDARD (F.-E.). — Note on a new Gregarine. London, 1888.

BEDDARD (F.-E.). — Note on the Sternal Gland of *Didelphys dimidiata*, London, 1888.

BEDDARD (F.-E.). — Note upon green cells in the integument of *Œolosoma tenebrarum*, London, 1889.

BEDDARD (F.-E.). — On certains points in the anatomy of the *Accipitres*, with reference to the Affinities of *Polyboroides*, London. 1889.

BEDDARD (F.-E.). — On the Anatomy of *Œnerodribus* (Eisen), Edinburgh, 1891.

BEDDARD (F.-E.) — On some news species of Earthworms from various parts of the World. London. 1892.

BEDDARD (F.-E.). — On the circonvolutions of the Cerebral Hemispheres in certain Rodents, London, 1892.

BEDDARD (F.-E.). — Naiden, Tubificiden und Terricolen, *Hamburg*, 1896.

BEDDARD (F. E.). — On the Classification of the Striges, London.

BEDOT (M.) — Recherches sur le développement des nerfs spinaux chez les Tritons, Genève, 1884.

BEER (Th.). — Ueber primitive Sehorgane, Wien, 1901.

BELLOC (E.). — La Pisciculture dans les lacs des Pyrénées, Paris, 1893.

BELLO (Th.). — A history of the British Stalk-Eyed. *Crustacea*. London, 1853.

BENEDEN (E. Van). — Recherches sur les premières stades du développement du Murin (*Vespertilis Murinus*), Jena, 1899.

ERRATA

Page XXXVII, ligne 13, au lieu de : *et mes combinaisons*, lire : *et mes opinions*.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

3e SÉRIE. T. IX

Table spéciale des Notes et Revue

ARTICLES ORIGINAUX

Zolotnitsky (N.). — Les Poissons distinguent-ils les couleurs ? p. I-V.

Topsent (E.). — Notice préliminaire sur les Eponges recueillies par l'expédition antarctique belge, p. V-XVI.

Duboscq (O.). — Sur l'évolution du testicule de la Saculine, p. XVII-XXIV, 3 figures.

Robert (A.). — Sur une monographie ancienne de *Purpura lapilus* L., avec deux planches (pl. I et II), p. XXV-XXX.

Delage (Y.). — Noms nouveaux pour des choses anciennes, p. XXXIII-XXXIX.

Hérouard (E.). — Notes préliminaires sur les Holothuries rapportées par l'expédition antarctique belge, p. XXXIX-XLVIII.

Bujor (P.). — Sur l'organisation de la Vérétille, *Veretillum cynemorium* (Pall) Cuv. var. *stylifera*, Köllik. p. XLIX-LX, 7 figures.

Zolotnitsky (N.). — Les mœurs du *Girardinus decemmaculatus*, poisson vivipare, p. LXV-LXXI, 1 figure.

ANALYSES CRITIQUES ET COMPTES RENDUS

Dubois (R.) et Couvreur (E.). — Leçons de physiologie expérimentale, p. LX-LXI.

Chantemesse (A.) et Podwyssotsky. — Les processus généraux, p. LXXI-LXXII.

Gaupp (E.). — Anatomie des Frosches, p. LXXII-LXXIII.

Beauregard (H.). — Matière médicale zoologique, p. LXXIV.

Jordell (D.). — Répertoire bibliographique des principales revues françaises pour l'année 1899, p. LXXIV-LXXV.

CATALOGUE DE LA BIBLIOTHÈQUE DU LABORATOIRE ARAGO.

Recueils périodiques, p. XXXI-XXXII, LXI-LXII.

Ouvrages collectifs, p. LXIII-LXIV.

Mémoires et volumes isolés, A., p. LXIV, A. (suite), B., p. LXXV-LXXIX.

Paru le 15 Janvier 1902.

Les directeurs :

G. Pruvot et E.-G. Racovitza.

Les gérants : Schleicher frères.

32356. — VERSAILLES. SOCIÉTÉ ANONYME DES IMPRIMERIES GÉRARDIN

LE "ROLAND"

ET SA

PREMIÈRE CROISIÈRE SUR LA COTE DE CATALOGNE

EN JUILLET-AOUT 1900

PAR

G. PRUVOT

L'exploration des fonds sous-marins, qui doit se poursuivre dans un rayon de plus en plus étendu autour de Banyuls, et dont les premiers résultats ont déjà fourni des matériaux à un certain nombre de mémoires parus dans ces *Archives*, vient d'être reprise après un temps d'arrêt.

Le petit navire à vapeur que M. de Lacaze-Duthiers avait affecté depuis 1893 au service du Laboratoire Arago a terminé sa trop courte carrière, la coque rongée, malgré les soins constants dont elle était l'objet, par l'action destructive des eaux méditerranéennes, et il a fallu se résoudre à l'acquisition d'un nouveau bateau, aux lourds sacrifices de temps et d'argent qu'entraînent la construction et tous les détails de l'aménagement.

Baptisé du même nom que son devancier, dans le désir de perpétuer le souvenir de la généreuse libéralité du prince Roland Bonaparte auquel il était dû, le nouveau *Roland* n'a, comme l'ancien, rien coûté à l'État ni à la Faculté des sciences de Paris. Construit et aménagé entièrement par la direction du laboratoire et à ses frais personnels, il s'est élevé sur la plage même de Banyuls, à la porte

du laboratoire (fig. 1 et 2). C'était, avec les ressources restreintes d'exécution que peut offrir un petit port de pêche comme Banyuls, une entreprise un peu hardie. Elle n'a pu être menée à bien que grâce à la bonne volonté et au concours empressé de tous. Il convient de remercier particulièrement M. le député Pams qui a mis avec beaucoup de bonne grâce le patron de son yacht à notre disposition pour tout ce qui concerne le gréement et la voilure, le commissaire

Fig. 1. — Construction du *Roland* sur la plage du Fontaule, devant le laboratoire Arago.

de l'inscription maritime de Port-Vendres, M. Aubertin, qui a autorisé un des meilleurs pilotes de Port-Vendres, J. Blanc, à exécuter et à mettre en place tout le gréement, le constructeur A. Bonafos qui a surmonté habilement toutes les difficultés, notamment dans l'opération délicate et plusieurs fois contrariée du lancement, et surtout le mécanicien J. David, qui a déjà donné tant de marques de son dévouement au Laboratoire et à qui était échue la tâche délicate de surveiller tous les détails de la construction et de faire l'installation des machines.

Le bateau est aujourd'hui terminé. Il a été lancé le 15 avril dernier (fig. 3) et vient de faire pour ses essais une croisière d'une vingtaine de jours, le long des côtes espagnoles de la province de Gérone. C'est un navire en bois (fig. 6 et 7) à tableau d'arrière, divisé en six compartiments étanches, mesurant 19 mètres de longueur entre perpendiculaires, et 20m70 de longueur de pont sur 4m65 de largeur au maître couple, déplaçant 52 tonneaux et calant 2 mètres d'eau à

Fig. 2. — Mise en place du grand mât.

l'arrière. Sa vitesse en marche normale est de 7 nœuds, sans le secours de la voilure. Celle-ci (fig. 7) se compose de foc, trinquette, grand'voile, flèche et voile de fortune carrée. Les soutes renferment 11 tonnes de charbon, c'est-à-dire de quoi suffire à la navigation pendant un mois environ sans ravitaillement, et les caisses à eau, au nombre de quatre, contiennent 3,500 litres d'eau douce.

Les deux plans de la figure 4, page 7, montrent les détails de l'aménagement à l'intérieur et sur le pont. La figure 8 représente l'aspect de celui-ci. L'aménagement avait à répondre à des conditions

multiples, résultant du triple rôle que le *Roland* a à jouer pour le service du Laboratoire. Il doit, en effet, servir suivant les circonstances :

1° Au travail courant du laboratoire, dragages à peu de distance, mais fréquents, pour alimenter le service d'envois d'animaux et pour fournir aux travailleurs les matériaux frais dont ils ont besoin. Il importe alors surtout que la consommation de charbon, etc., soit aussi réduite que possible, ce qui est incompatible avec une marche rapide, et que la manœuvre des engins soit rapide et facile pour un équipage peu nombreux, ce qui a conduit à simplifier quelques installations pour les manœuvres et à laisser sur le pont, à l'avant, un large espace libre pour le maniement des filets et pour le triage des produits de la pêche.

2° Aux excursions d'enseignement pouvant amener à bord à la fois une cinquantaine d'étudiants qui doivent s'y trouver à l'aise sans gêner la manœuvre et qu'il faut pouvoir débarquer sur un point quelconque de la côte avec les seules ressources du navire. Dans ce but, des caisses à bocaux, tant fixes que mobiles, sont installées sur le pont, à bâbord, de manière à être utilisées comme banquettes, et on a installé sur les porte-manteaux, outre un canot pour l'usage courant, une solide embarcation à fond plat, très stable et à laquelle on a donné, ainsi qu'au canot du reste, la taille maxima ($4^{m}25$) compatible avec les dimensions du bâtiment qui les porte.

3° Aux croisières et aux explorations scientifiques. C'est de ce côté surtout que nous avons porté notre attention, et nous nous sommes efforcés de faire du *Roland*, malgré son faible tonnage, un véritable laboratoire flottant.

Aménagements généraux. — Pour être libre de ses mouvements, n'avoir pas à se préoccuper chaque soir d'un gîte à terre, pour pouvoir partir du mouillage à toute heure suivant les besoins, il a fallu organiser les aménagements de manière à ce que plusieurs travailleurs puissent vivre à bord complètement, nuit et jour, pendant un temps indéterminé. Pour cela une grande cabine (fig. 4, p. 7, *S*)

élevée sur le pont et bien éclairée par quatre panneaux vitrés sert de salle commune pendant le jour, à la fois bibliothèque, salle à manger, laboratoire de manipulations quand le mauvais temps empêche de travailler dehors, et de chambre à coucher pendant la nuit. Un grand canapé contenant sa literie pour se transformer en couchette le soir occupe le fond de la cabine, flanqué des deux côtés d'armoires pour la vaisselle et le service de table et surmonté

Fig. 3. — Lancement du *Roland*, le 15 avril 1900.

de rayons de bibliothèque pouvant contenir une centaine de volumes. En face, un grand tiroir qui s'étend au-dessus de la descente P et des water-closets *W. C.*, pour conserver les cartes à plat, une toilette marine et deux grandes armoires, dont l'une renferme les flacons de réactifs courants avec une série de bocaux préparés pour recevoir dans un classement préliminaire, au fur et à mesure des préparations, les tubes ou sont les petits animaux fixés; l'autre armoire est destinée partie à la lingerie, partie aux instruments, microscopes, loupes, etc. Au milieu de la pièce, une table qui peut, par adjonction de rallonges formées par les volets des panneaux, avoir un déve-

Fig. 4. — AMÉNAGEMENTS DU *ROLAND*

A. — Réservoir à alcool.
A r. — Armoires.
B. — Bossoirs avec poulie coupée pour le passage du câble
B o. — Bobine d'enroulement du câble.
B u. — Armoire bureau.
C. — Cabine à deux couchettes.
C'. — Cabine formant chambre noire à photographie.
C''. — Carré d'arrière à trois couchettes.
C a. — Caisses à eau pour la machine.
C a'. — Caisse à eau pour les usages domestiques.
C b. — Caisses à bocaux et à flacons de réserve, celles de bâbord formant banquettes.
C h. — Chaudière.
C h'. — Cheminée.
C l. — Cloisons étanches.
C n. — Condenseur.
C o. — Couchettes.
C t. — Caillebottis recouvrant la barre.
C u. — Cuisine.
D. — Poste de l'équipage pour six hommes.
E. — Eviers mobiles pour les manipulations.
F. — Etagères pour les filets, dragues, voiles, etc.
G. — Barre du gouvernail.
H. — Hublot du pont.
L. — Armoire pour les réactifs et la verrerie fine.
M. — Mât.
M a. — Machine.
M a'. — Machine à sonder.
M e. — Meuble à développement photographique.
M n. — Manches à air.
O. — Coupées d'avant.
O'. — Coupées d'arrière.
P. — Panneau de descente dans la soute aux engins.
P'. — Panneau de descente dans le poste de l'équipage.
P''. — Panneau de descente dans les cabines.
P'''. — Panneau de descente dans la machine.
P''''. — Panneau de descente dans le carré d'arrière.
P'''''. — Panneau de descente dans la soute aux voiles.
R. — Roufle de la chaudière.
R'. — Roufle de la machine.
R a. — Rateliers à harpons, haveneaux, etc.
R b. — Rebord sur le pont pour empêcher l'eau et les débris de se répandre sur l'arrière.
S. — Cabine sur le pont servant de salle de travail et de chambre à coucher.
S c. — Scaphandre.
S f. — Soute aux engins.
S o. — Soute à charbon.
S v. — Soute aux voiles.
T. — Tables.
T o. — Toilettes.
T r. — Treuil à vapeur.
W.-C. — Water-closets.

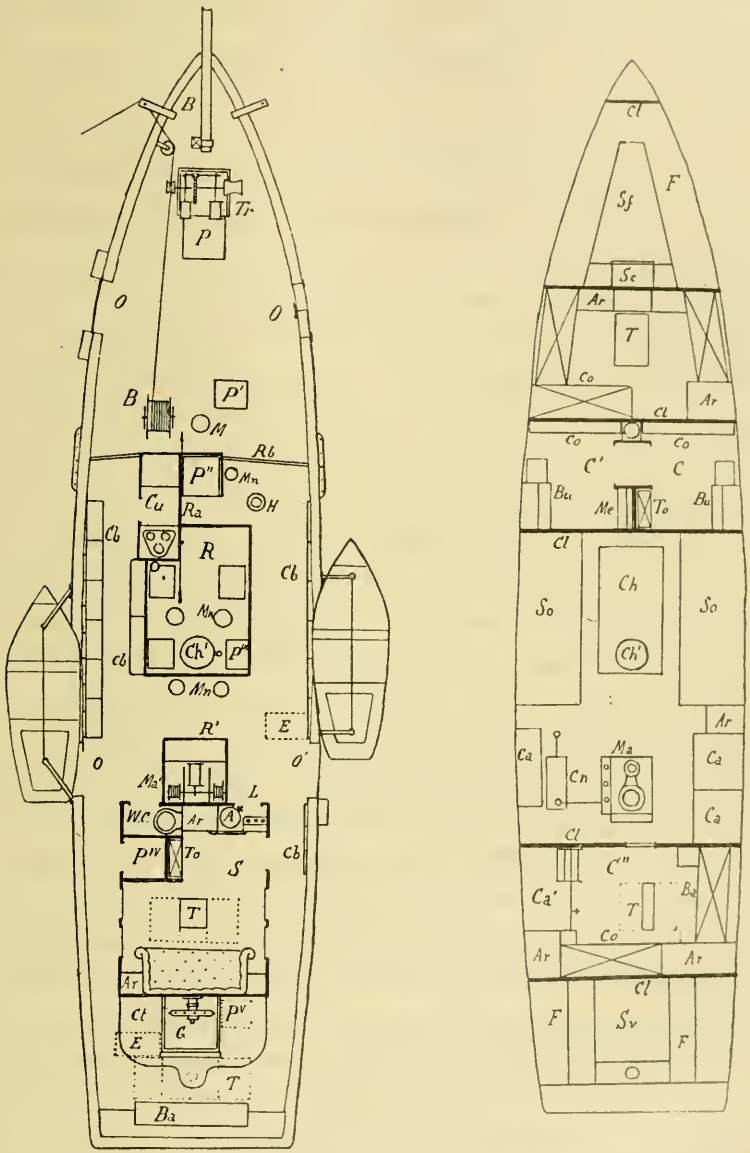


Fig. 4 — Plans et aménagements du *Roland*.
La figure de gauche représente le niveau du pont, celle de droite représente l'intérieur.

loppement de $1^{m}75$ sur $0^{m}82$ et permettre à dix personnes de s'asseoir ensemble pour les repas. Une cuisine *Cu*, petite, mais suffisante, placée à gauche contre le mât, permet de préparer ceux-ci.

Pour laisser dégagée le plus possible toute la partie antérieure du bateau, la barre du gouvernail *G* est installée à l'arrière de la cabine qu'elle domine, sur un roufle qui forme armoire pour les séries de pavillons, les coussins, tapis, etc... Contre lui est relevée une grande tablette à rallonges qui peut se rabattre devant une banquette occupant presque toute la largeur de l'arrière, entre les écubiers, et tout cet espace à l'arrière sert de salle de laboratoire « de beau temps », parfois aussi de dortoir pendant les belles nuits d'été, abrité qu'il est du soleil ou de la rosée nocturne par la tente et du vent par la masse de la cabine qui l'isole du reste du pont.

A l'intérieur se trouve d'abord la soute aux voiles et aux grosses provisions *Sv*. Puis, juste au-dessous de la grande cabine du pont, le carré *C''*, auquel on accède par la descente P^{iv}, sert de cabine au premier mécanicien et au patron ; une troisième couchette rabattue contre la cloison d'arrière peut être utilisée en cas de besoin. Il renferme, en outre, une caisse à eau *Ca'* d'une contenance de 700 litres, pour les usages domestiques. Vient ensuite la chambre des machines *Ma*, avec les soutes à charbon *So* et les caisses à eau *Ca*. A l'avant de la chaudière *Ch*, séparées d'elle par une double cloison isolante en ciment d'amiante, deux petites cabines latérales *C* et *C'* sont réservées aux savants embarqués. Chacune est meublée de deux couchettes mobiles se rabattant contre la cloison, d'une table de nuit formant siège fixe, d'une toilette, d'un tabouret et d'un buffet à deux corps avec tablette à glissière pour écrire. De plus, l'une d'elles, celle de bâbord *C'*, a été disposée pour servir de chambre noire photographique. A cet effet, le hublot peut être aveuglé par un volet intérieur, le dessus de la table-toilette forme évier et le fond au-dessus, entre elle et le réservoir à eau qui occupe la partie supérieure, démasque en s'ouvrant une lanterne à verre rouge et tout le

matériel photographique ordinaire, cuvettes, verrerie graduée, flacons de réactifs, etc., et deux tiroirs dans le buffet en face servent à recevoir les plaques et les papiers sensibles.

Enfin, à l'avant, le poste de l'équipage *D* est aménagé pour six hommes, avec quatre couchettes et deux hamacs.

De la sorte, le bateau peut donner abri à un équipage de huit hommes et à cinq ou, au besoin, à six travailleurs scientifiques.

Un autre point méritait attention. Le *Roland* est appelé à opérer surtout soit sur la côte du Roussillon, soit sur la côte espagnole, toutes deux également pauvres en eau douce facilement accessible. Les rivières pendant l'été se perdent avant leur embouchure sous les sables de la plage. Et entre Port-Vendres et Barcelone, il n'est pas un port où un système de canalisation permette à un vapeur de faire de l'eau à quai, facilement. Pas d'autre moyen de renouveler la provision d'eau nécessaire aux machines que d'aller, parfois fort loin, la chercher dans des seaux ou dans des baquets, puis la transporter à bord soit par un va-et-vient d'embarcations, soit dans des tonneaux qu'on fait flotter et qu'on remorque jusqu'au navire.

A Rosas, on fait l'eau dans le puits du boulanger. A Palamos, port militaire, on n'en fait pas. Les gourmets envoient chercher leur eau de table à une fontaine située à deux kilomètres de la ville ; et c'est un gracieux spectacle que de voir, le soir, les jeunes filles, en groupes babillards, la rapporter dans de petites cruches de poupées. A San Féliu de Guixols (fig. 14), la station balnéaire fréquentée, la ville de ressources du littoral catalan, l'œil est agréablement frappé, à l'arrivée au mouillage, par la vue de quatre fontaines presque monumentales qui s'alignent symétriquement le long de la plage. Mais à l'essai, désillusion. Chaque robinet donne un filet d'eau gros comme une plume de colibri ; il faut un quart d'heure pour emplir une cruche. Les indigènes, d'ailleurs, s'y succèdent et s'attendent en faisant la causette. On prend pitié de nous, et on nous indique qu'en haut, tout en haut de la ville, nous pourrons faire notre provision,

en toute tranquillité, au réservoir d'alimentation. Et c'est exact; mais de quelle façon originale! Au réservoir, sorte de grande bâtisse carrée, qui ne se distingue en rien d'ailleurs, des maisons voisines, nous ne trouvons personne. Mais l'eau, si parcimonieusement ménagée aux fontaines d'en bas, s'échappe là de l'angle du toit, rejaillit en petits filets capricieux le long du mur et du soubassement et va se perdre dans un lit de ruisseau desséché, sorte de rue à côté de la rue. Nous nous assurons le concours d'une charrette et de deux tonneaux; une tuile cassée et un vieux morceau de zinc replié en gouttière nous servent à diriger le précieux liquide dans des brocs obligeamment prêtés par les voisins, et les tonneaux d'abord, les caisses du *Roland* ensuite finissent par se remplir. L'opération a pris tout une journée.

Aussi, pour éviter autant que possible ces pertes de temps et ces embarras de toutes sortes, nous sommes-nous efforcés de simplifier la laborieuse conquête de l'eau en construisant une des embarcations de manière à la transformer, au besoin, en une sorte de bateau-citerne. Elle est à bords droits, à fond plat renforcé par une quille et goudronnée à l'intérieur, ce qui lui enlève, il faut le reconnaître, toute espèce d'élégance. Mais son tirant d'eau, de quelques centimètres seulement, permet de l'amener à terre, même sur les plages les plus basses, à portée des fontaines ou des rivières. On peut la remplir à l'aide d'une manche de toile; une fois remplie, elle est remorquée par l'autre canot contre le bateau, d'où on la vide à la pompe dans les caisses à eau. L'embarcation peut contenir environ 2.000 litres, et deux voyages suffisent pour « faire le plein » des caisses.

Outillage scientifique et de pêche. — Le sondage est l'opération préliminaire obligée de tout travail à la mer. Non-seulement il renseigne sur la profondeur et la nature du fond, éléments dont on ne peut se passer quand on se propose de pêcher spécialement tel ou tel type d'animaux, mais encore nous l'employons souvent, surtout quand il s'agit d'opérer à une assez grande distance de la côte,

comme moyen de nous diriger et d'atteindre rapidement le point précis que nous nous sommes proposé comme but.

On sait que le bord du plateau continental dans notre région est très sinueux et découpé en plusieurs endroits par de profondes incisures, véritables golfes sous-marins, dont le fond et les bords constituent des localités d'élection pour certaines formes, les Oursins du genre *Dorocidaris*, les Brachiopodes, les Coraux (*Amphihelia*,

Fig. 5. — Le *Roland* et le *De Lacaze-Duthiers* au mouillage dans le bassin du laboratoire Arago. (Phot. de M. Pacault.)

Lophohelia, etc.), avec la riche faune d'Annélides, de petits Mollusques, de Crustacés qu'ils abritent dans les anfractuosités de leurs blocs. Mais ce sont des points très localisés qu'il est long et difficile de chercher par des relèvements au sextant, sans compter que, pendant le temps nécessaire à la construction du point après chaque lecture, la dérive occasionnée par le vent et les courants a souvent entraîné le bateau au loin. Avec l'aide de la carte[1] qui a déjà

[1] G. Pruvot, *Essai sur la topographie et les fonds sous-marins de la région de Banyuls* (*Arch. Zool. exp.*, 3e série, t. II, 1894, pl. XXIII).

été dressée pour la région même de Banyuls, dans un rayon de 40 kilomètres environ, et que nous nous proposons d'étendre de plus en plus, quelques sondages successifs à intervalles rapprochés permettent d'arriver au point voulu presque sans tâtonnement. On se dirige approximativement d'après le compas ou d'après les alignements pris sur la côte, puis, une fois arrivé au voisinage supposé du point à atteindre, un premier sondage donne, par le simple examen de la carte, la position de l'isobathe sur laquelle on se trouve par rapport au point cherché. Un deuxième sondage effectué un peu plus loin suivant la même direction indique, suivant que la profondeur a augmenté ou diminué, si l'on a dépassé le but ou si on est resté en deçà. La direction rectifiée alors, une troisième opération resserre encore les termes du problème et il est rare que la quatrième fois le plomb ne tombe pas exactement sur le fond désiré.

La machine à sonder *Ma'* est d'une construction très simple. Elle se compose essentiellement d'une bobine pouvant porter 3.000 mètres de fil d'acier de 0,7 millim. de diamètre et munie sur le côté d'un frein à friction qui arrête instantanément le déroulement du fil dès que le plomb a touché le fond. Le fil passe d'abord sur une poulie mobile le long d'un axe horizontal afin d'assurer à la remontée la juxtaposition régulière de tous les tours sur toute la longueur de la bobine, puis sur un compteur gradué en mètres, de là sur une poulie de renvoi qui est fixée à la toiture de la cabine *S*, assez haut pour permettre de passer librement au-dessous du fil sans qu'il soit nécessaire de l'enlever dans les intervalles des sondages, et enfin sur un montant coudé fixé au plat-bord, à l'arrière de la coupée de tribord.

Le sondeur employé le plus ordinairement est un simple sondeur à coupe, formé d'un plomb cylindrique de 5 à 6 kilos, portant inférieurement une coupe en tôle conique et fermée pendant la remontée par un disque de caoutchouc que la pression de l'eau applique sur son ouverture. Une petite armoire logée auprès de la machine, dans l'épaisseur du plat-bord, renferme, isolés sur des rayons dans autant

de cases, une centaine de flacons numérotés à large ouverture, de même capacité que la coupe du sondeur et tout prêts à recevoir les échantillons du fond qu'on désire conserver.

Le souvenir du temps considérable qu'il fallait, à bord de l'ancien *Roland*, pour remonter le plomb de sonde de l'appareil Belloc à la main, trois quarts d'heure pour la profondeur de 800 mètres que nous n'avons pas dépassée alors, avait conduit déjà à installer à côté

Fig. 6. — Le *Roland* en marche. (Phot. de M. Pacault.)

lui un petit moteur spécial. Celui qui actionne la machine à sonder actuelle est fixé sur le même bâtis qu'elle, sur le roufle *R'* à l'avant de la cabine, et grâce à lui, la relève de 1.000 mètres de fil s'effectue en 6 minutes et demie seulement en moyenne, alors qu'à la descente la même quantité de fil demande 9 minutes pour se dérouler librement sous l'action du poids du sondeur.

Le petit moteur peut encore actionner, avec trois changements de vitesse, une autre machine placée sur le même roufle *R'*, du côté de bâbord, symétriquement à la première. Elle est construite sur le même plan, mais est destinée à immerger à la profondeur voulue les

instruments de recherches océanographiques : thermomètres, bouteilles à eau, disque de Secchi, filet à planeton vertical, etc. Elle peut supporter tous les appareils dont le poids ne dépasse pas 50 kilos ; pour les engins d'un poids supérieur, on a recours au câble de dragage. La bobine est prévue pour porter 600 mètres de câble d'acier de 0m003 de diamètre. Elle peut, d'ailleurs, être enlevée et remplacée instantanément par d'autres bobines avec des fils de longueur et de diamètre différents, selon les besoins. En raison de ces différences de diamètre, le compteur n'est plus gradué par mètres, comme celui de la machine à sonder, mais par tours ; un tableau affiché à portée permet, d'ailleurs, de faire d'un coup d'œil la réduction en mètres pour les câbles de toutes épaisseurs comprises dans les limites utilisables. De plus, la coupée de ce côté, au lieu de s'ouvrir par deux portes comme celle de tribord, se rabat d'une seule pièce en une plateforme qui déborde d'autant le flanc du bateau, pour permettre de manœuvrer aisément les instruments délicats.

Tout l'avant du pont jusqu'au mât est réservé à la manœuvre et au dépouillement des filets et autres engins de pêche, et un rebord saillant *R b* empêche l'eau, la vase et les débris de se répandre sur l'arrière. Un ratelier *R a* fixé contre la paroi de la cuisine, au-dessus du roufle de la chaudière, porte les harpons, crochets, haveneaux, filets de mousseline emmanchés.

La soute aux engins *S f*, à laquelle on accède par un panneau *P* en arrière du treuil, renferme à demeure un appareil de scaphandre complet et, rangés sur de grands rayons, deux chaluts, un grand et un petit, l'engin des corailleurs avec des fauberts de rechange, les filets pélagiques et plusieurs dragues de divers modèles, ainsi que les mailles de cordages en chanvre destinées soit à servir d'amarres, soit à remplacer le câble d'acier pour les dragages dans des cas particuliers. Ceux-ci sont, quand on les emploie, simplement lovés dans l'espace laissé libre contre la descente *P''* des cabines à tribord.

On drague d'ordinaire par bâbord. Je n'ai pas à décrire la manœuvre bien connue des dragues et du chalut, ni à insister sur les avantages des câbles d'acier qui permettent de réduire beaucoup la longueur de câble filé. Je dirai seulement que nous réduisons d'ordinaire celle-ci au minimum, que sur les fonds de notre région, même les plus durs, les chaluts et les dragues ont toujours plutôt tendance à labourer le sol qu'à être soulevés au-dessus de lui, et que nous

Fig. 7. — Le *Roland* sous voiles, dans le bassin du laboratoire.

n'avons jamais eu besoin de disposer des poids sur le câble en avant de l'engin pour l'appuyer.

Pour la relève, le câble passe d'abord sur une poulie coupée, à l'extrémité du bossoir *B*, puis sur une poulie de renvoi, de là sur la poupée du treuil, et il va s'enrouler sur la bobine *Bo* qui est placée à côté du mât. La construction d'un moteur spécial est projetée pour remplacer le virage à la main de la bobine d'enroulement auquel nous sommes encore obligés.

Pour hisser le chalut à bord, nous avons renoncé à employer un

mât de charge incliné, comme on faisait à bord de l'ancien *Roland*, parce que son extrémité ne peut pas être assez élevée au-dessus du pont pour amener d'un seul coup la poche du chalut à bord, le chalut mesurant avec ses ailes une quinzaine de mètres de longueur. L'opération devait être terminée à bras et ne manquait pas d'être longue et pénible quand la poche était lourdement chargée. Surtout, le faix étant alors suspendu hors de l'eau pendant un temps assez long, comprimé d'autant et s'écrasant contre les flancs du bateau par les mouvements de roulis, les animaux arrivaient pour une trop grande part en mauvais état. Le mât de charge est maintenant réservé à l'embarquement des objets lourds, mais peu volumineux : barriques d'eau, pompe de scaphandre, etc. Pour le chalut, en particulier, nous nous trouvons bien, après expérience, de l'avoir remplacé par un jeu de palans spéciaux. Il y a deux de ces palans, un à droite et un à gauche, dont la poulie supérieure est fixée au haut du grand mât, immédiatement au-dessous des croisettes du mât de flèche. Aussitôt que tout le câble est remonté et que le nœud de la patte d'oie du chalut arrive à bord, il est saisi par le crochet d'un des palans et hissé par le treuil, pendant qu'on détache le câble de dragage devenu sans emploi. Quand le bout de la patte d'oie arrive en haut de la course du palan, les ailes du chalut sont déjà hors de l'eau. Déverguées et réunies ensemble, elles sont saisies alors par une herse, anneau de cordage qui sert à faire un nœud coulant, et reprises par le deuxième palan qui, tourné à son tour autour de la seconde poupée du treuil, continue le mouvement d'ascension sans interruption. Dès qu'il est à bout de course à son tour, le corps du chalut est repris de même par le premier palan qui a été, pendant ce temps, ramené à sa position de départ, et la manœuvre se renouvelle encore une fois de la même manière par l'autre palan s'il est nécessaire. Le mouvement s'opère ainsi régulièrement et sans interruption, sans qu'il soit nécessaire d'arrêter pour un instant le mouvement du treuil. Les portes de la coupée sont ouvertes, et la poche du chalut, aussitôt qu'elle a émergé, glisse sur le pont où son contenu

vient reposer sans avoir été suspendu un moment hors de l'eau et sans avoir pu s'écraser sous son propre poids. Par cette manœuvre très simple, tous les animaux, même les plus délicats, arrivent à bord dans un état de fraîcheur remarquable.

Quel que soit l'engin employé, un premier triage est effectué rapidement. Les objets à conserver sont disposés dans des récipients disposés à l'avance des deux côtés du pont, et le fond, sable ou vase, est passé au tamis. Si les animaux doivent être conservés vivants pendant assez longtemps pour attendre soit un examen ultérieur à bord, soit le retour au laboratoire, nous nous servons habituellement de caisses dont le couvercle, qui peut être assujetti solidement, est percé de deux orifices. Elles sont remplies d'eau complètement, de façon que le mouvement du bateau et les chocs ne puissent pas projeter les animaux contre les parois. Le renouvellement de l'eau à leur intérieur se fait en fixant, sur l'un des orifices, l'ajutage du tuyau d'une petite pompe à main, installée sur le rouffle de la chaudière ; l'eau s'échappe par le deuxième orifice. Mais les caisses quadrangulaires sont difficilement maintenues étanches et se vident en partie trop rapidement. Malgré leur facilité de manœuvre et d'arrimage, il y a avantage à les remplacer par des bailles ou des baquets de tonnellerie de forme ronde ordinaire. Sur le pont, ceux que nous employons sont munis à l'intérieur d'un rebord saillant à quelques centimètres au-dessous du bord, et sur lui se fixe le couvercle par une sorte de joint à baïonnette, qui l'empêche d'être soulevé. De la sorte, l'eau forme une nappe au-dessus du couvercle et maintient parfaitement remplie, sans introduction d'air, la partie inférieure du récipient qui contient les animaux. Les deux orifices du couvercle sont surmontés de tubes courts qui permettent de relier, par des bouts de tuyaux de caoutchouc, toutes les bailles ensemble et de faire, pour les renouvellements d'eau nécessaires, passer de l'une à l'autre le courant d'eau que la pompe a chassé dans la première.

Préparation des animaux. — Les méthodes de travail ne sont

plus ce qu'elles étaient autrefois. On peut regretter le temps où le travailleur à la mer ne comptait que sur lui pour récolter personnellement ses matériaux d'étude, fouillant curieusement les rochers et les plages, se liant avec les pêcheurs et sollicitant d'eux le fond de leurs filets ou les renseignements suggérés par leur longue expérience. Les notes et les croquis variés s'amassaient dans les cartons, et tout en poursuivant un travail commencé, on avait toujours un

Fig. 8. — Le pont du *Roland*. Capture d'un dauphin. (Phot. de M. Racovitza.)

regard en éveil pour tout ce qui passait, à portée, de rare ou de nouveau. Parti souvent sans plan de travail rigoureusement défini, sans autre idée que de voir et de travailler le plus possible, on revenait parfois ayant terminé des recherches dont l'idée n'était même pas née au moment du départ. Point de bibliographie sur place ; c'était ensuite œuvre de cabinet, au retour dans les laboratoires des grands centres, que de coordoner les matériaux et les résultats.

Les grands naturalistes des deux premiers tiers du siècle aujourd'hui écoulé n'ont pas connu d'autre méthode de travail à la mer.

Nous leur devons des modèles d'observations délicates, tout un trésor de documents anatomiques et biologiques inestimables. C'était l'âge héroïque de la zoologie. Mais cela n'allait pas sans une dépense disproportionnée de forces et d'activité, disons le mot, sans une perte réelle de temps. Avec la stricte économie de temps et d'efforts qui est la préoccupation de l'époque actuelle, avec le souci d'arriver avec précision à un résultat escompté d'avance, le travailleur, le plus souvent, veut aller droit au but et ne se rend dans une station maritime qu'avec un plan de travail arrêté d'avance. C'est au laboratoire à lui fournir les matériaux dont il a besoin ; et le laboratoire a pour cela le devoir de fouiller sans relâche son domaine et de déterminer, avec une précision toujours accrue, les gisements d'animaux, leurs associations et leur répartition. C'est au laboratoire aussi, être collectif et permanent, qui dispose du temps, à ne pas laisser se perdre les traditions d'autrefois, à faire ce que ne peuvent plus guère faire, sauf exceptions, les individualités isolées, c'est-à-dire à accumuler les matériaux, à multiplier les observations biologiques, à noter tout ce qui mérite attention, à préparer, en un mot, des *amorces* de travaux pour les travailleurs à venir, comme les anciens naturalistes auxquels je faisais allusion en préparaient à eux-mêmes ou à leurs élèves pour la campagne suivante.

Ce rôle d'un grand laboratoire, M. de Lacaze-Duthiers, avec son sens si net de l'évolution des idées et des exigences modernes, l'a bien compris quand il a, depuis longtemps, multiplié les efforts pour perfectionner sans cesse l'outillage matériel des laboratoires qu'il a fondés, pour former et enrichir leurs bibliothèques et, plus récemment, quand il m'a fourni les moyens, au prix de grands sacrifices, de dresser des cartes faunistiques et des catalogues raisonnés des animaux qui vivent dans nos eaux à notre portée. C'est pour obéir à la même préoccupation que nous comptons, dans les campagnes annuelles du *Roland*, reprises cette année, constituer comme des réserves d'objets préparés avec soin, d'une part, et, d'autre part, d'observations sur tous les sujets intéressant les différentes branches

de l'océanographie et de l'histoire naturelle. Ce sont, les uns comme les autres, des matériaux qui, dûment étiquetés et catalogués, seront mis, quand besoin sera, à la disposition des spécialistes et utilisés, qui plus tôt, qui plus tard, au gré des circonstances.

Pour préparer ces réserves, dans les conditions où nous avons à opérer et qui peuvent se résumer en ces termes presque contradictoires, récolter beaucoup et bien en peu de temps, il importe avant tout que l'aménagement du bateau soit prévu pour supprimer les tâtonnements et les pertes de temps. Il importe que chaque objet soit toujours sous la main et que chacun, jusqu'au moindre flacon, ait son logement propre, qu'il réoccupe, pour ainsi dire, automatiquement dès que son emploi est terminé. A cet effet, sur le *Roland*, les bocaux de toutes tailles et de toutes formes, jusqu'à la capacité de deux litres, sont rangés méthodiquement debout, chacun dans un casier distinct, le long des plats-bords ; sur le pont, quelques-uns plus grands, jusqu'à huit litres de capacité, sont rangés de même dans le bas du magasin *A r*, à l'avant de la cabine *S*. Une fois remplis, on n'a qu'à les remettre à la place qu'ils occupaient étant vides. Enfin du côté de bâbord, sont disposées, en deux rangées, des caisses de bocaux *C b* mobiles pour pouvoir être transportées sur un point quelconque ou débarquées en cas de besoin. Quant aux tubes de verre, ils sont classés par rang de taille contre le roufle du gouvernail, dans des boîtes mobiles sur des rayons que la table *T* ferme en se rabattant sur eux.

Sauf en vue de cas spéciaux qui se produiront rarement, les réactifs embarqués sont seulement ceux qui sont d'un usage courant pour l'anesthésie (chloral, cocaïne, etc.), la fixation (sublimé acétique, liqueurs de Fleming, de Kleinenberg, de Muller, de Perennyi, etc.), et la conservation (alcool, formol) des animaux. Les solutions préparées d'avance occupent un des placards de la cabine ; les pinces, instruments de dissection, loupes, etc., sont dans les tiroirs du même meuble. De plus, à l'avant de cette cabine et s'ouvrant directement sur le pont, à côté de la machine à sonder, se trouve le

magasin *Ar* qui renferme, au-dessus d'une tablette à hauteur d'appui avec trébuchet pour les petites pesées, un réservoir à alcool de 60 litres, trois grandes fontaines de verre à robinets pour l'eau distillée, le formol et le sublimé acétique, un jeu d'éprouvettes graduées, pipettes, lampes à alcool, capsules, thermomètres, densimètres, etc., ainsi qu'un rayon pour la provision de coton et les filtres. Au-dessous de la tablette, les cuvettes de verre, les cristallisoirs, toute la verrerie fine, et dans le bas les grands bocaux destinés aux grosses pièces.

Enfin, trois éviers *E* doublés de plomb, de 20 centimètres de profondeur, couverts partiellement d'un caillebottis mobile pour poser les cuvettes et susceptibles de se transformer en bacs pour contenir de grosses pièces ou des blocs de concrétions, peuvent être fixés instantanément par de tenons et des crochets en divers points du pont ou dans la cabine même suivant les nécessités. Des étagères à bocaux peuvent de même être fixées auprès d'eux à portée de la main.

Voici, après expérience faite, comment s'effectue le travail de la récolte et de la préparation. Je me fais un plaisir de reconnaître que pour presque tout le détail de son organisation, au milieu de tâtonnements inévitables, ce sont les opinions et les indications de M. Racovitza, fruit de l'expérience acquise au cours de la longue et pénible expédition antarctique de la *Belgica*, qui ont prévalu.

Tous les jours, autant que possible, la matinée est employée aux explorations et au travail à la mer. On a arrêté d'avance le programme de façon à ce que sondages et dragages soient terminés vers onze heures ou midi, puis on se dirige vers le lieu qui a été choisi pour le mouillage ; pendant le retour, déjeuner, remise en ordre des engins, triage préliminaire des produits, et l'après-midi est consacrée à la préparation définitive que se fait au mouillage.

Le chef de l'expédition a la charge de veiller à l'exécution du programme de la journée, de surveiller la route, de choisir le moment des sondages et de la mise à l'eau des filets, de relever au sextant

tous les points où sont effectuées ces opérations et de les reporter le plus rapidement possible sur la carte ; il note sur un registre de bord spécial toutes les mesures effectuées, tous les détails caractéristiques, la liste et le nombre des animaux ramenés par le filet qui donnent par leur association sa physionomie propre à chaque fond, mais qu'il n'y a pas lieu de conserver. Chaque pêche est inscrite sous un numéro d'ordre qui est communiqué aux autres collaborateurs. Chacun de ceux-ci a reçu au départ un carnet imprimé sur papier d'une teinte différente pour chacun ; cette couleur de papier est en quelque sorte sa signature et permettra toujours ultérieurement de savoir à qui est due la préparation de tel ou tel échantillon. Les pages du carnet sont divisées en un certain nombre de bandes numérotées de 1 à 500, et le numéro de chacune est imprimé de nouveau au bord du papier, dans un petit carré perforé, facilement détachable et qui servira d'étiquette. C'est, en somme, un simple carnet à souches. Le travailleur inscrit sur la souche, pour chaque échantillon préparé, avec le numéro du dragage et la famille ou l'ordre auquel appartient l'animal, la taille, la couleur, tous les caractères fugitifs susceptibles de s'altérer dans le liquide conservateur, le mode de fixation employé, et il glisse le numéro détaché dans le tube avec l'échantillon.

Pour éviter la fréquence des doubles emplois, on s'est partagé à l'avance les classes en lesquelles se divise la faune marine. Les poissons et les grands animaux sont mis directement dans le formol. Mais c'est sur les petites formes que doit se porter surtout l'attention ; elles sont conservées invariablement dans l'alcool à 70° après fixation. Chaque collaborateur puise dans les bailles de l'avant les objets qui l'intéressent et s'installe à son gré à la place la plus commode avec ses cristallisoirs, flacons, provision de tubes de toutes tailles, microscope s'il le faut. Nous avons supprimé complètement pour les tubes le bouchon de liège ; on le remplace par un tampon de coton hydrophile, et les tubes sont jetés au fur à mesure dans de grands bocaux garnis sur le fond d'une couche de coton et à demi pleins d'alcool.

Dès que l'un d'eux est rempli, il est bourré d'une nouvelle couche de coton, soigneusement bouché et étiqueté et placé jusqu'au retour dans l'armoire de la cabine réservée à cet usage. A la fin de la campagne, tous les bocaux sont examinés de nouveau au laboratoire, on revise le classement des tubes, on change une fois de plus l'alcool dans tous, et on les met de côté jusqu'à utilisation avec le livre de bord et les carnets d'observations.

Ce programme a été scrupuleusement suivi pendant cette première croisière, et je remercie mes collaborateurs du zèle bien désintéressé avec lequel ils se sont astreints à ce travail minutieux. Grâce à eux, le laboratoire Arago est déjà en possession de nombreux matériaux, noyau de sa future collection d'étude, et une partie remise actuellement entre les mains de spécialistes autorisés a fourni déjà, nous disent-ils, des formes intéressantes qui ne tarderont pas à faire l'objet de publications.

La région côtière de la province de Gérone. — Je dirai peu de choses de la croisière elle-même qui a été effectuée le long de la côte espagnole, quand l'armement du bateau a été terminé. C'était avant tout une campagne d'essais destinée à expérimenter l'outillage et le plan de travail arrêté, ainsi qu'à préciser les localités et les questions sur lesquelles devra ultérieurement se porter de préférence l'attention.

L'excursion a duré du 16 juillet au 6 août, avec une courte interruption du 29 au 1er. Cinq personnes y ont pris part. MM. Pruvot, Racovitza, Pacault et Jacquemot, auxquels s'est joint pendant les derniers jours M. le professeur Ostroumoff, de Kasan. Elle n'a pas dépassé au sud les limites de la province de Gérone, dont le littoral s'étend de la frontière de France à l'embouchure de la Tordera, à une cinquantaine de kilomètres de Barcelone.

Les deux premières étapes ont été Rosas et l'Escala que nous avions visitée rapidement déjà en 1894. Je ne reviendrai pas sur ce que j'en ai dit à cette époque [1], et je me contente de donner ici l'aspect des

[1] G. Pruvot, *Essai sur la topographie.....*, loc. cit. p. 618.

rochers calcaires, à l'entrée du port, curieusement travaillés par l'abrasion qui a creusé du côté exposé au choc des vagues une véritable galerie dépassant parfois un mètre de profondeur et au-dessus de laquelle la roche surplombe (fig. 9). La photographie montre le plancher horizontal de *Lithothamnion* qui ont protégé la roche contre la destruction partout où ils ont pu se développer, c'est-à-dire au ras de l'eau ou à quelques centimètres au-dessus. Quand un rocher

Fig. 9. — Rochers remaniés par l'abrasion, à l'entrée du port de l'Escala.

isolé, de petites dimensions, est ainsi soumis au choc des eaux de tous les côtés, il en arrive, avant d'être totalement rasé, à prendre une forme en champignon toute semblable, par exemple, à celle des anciens blocs de coraux remaniés qu'A. Agassiz et Andrews ont décrits et figurés dans les récifs madréporiques des îles Fiji [1].

A partir de l'Escala, ou mieux d'Ampurias, situé un peu plus au nord, la côte se présente sur une longueur de 12 kilomètres sous

[1] E.-C. Andrews, *Notes on the limestones and general geology of the Fiji islands* (*Bull. Mus. comp. Anat.*, Harward College, t. XXXVIII, 1900, pl. XIII, XIV et XXX).

forme d'une haute falaise abrupte, qui est attribuée par les géologues à l'étage néocomien dont elle représente les assises supérieures (urgo-aptien de Leymerie). Ce lambeau crétacé, qui sépare la plaine de Figueras et le golfe de Rosas de la vallée du Ter, se classe comme une des localités les plus intéressantes de notre région. Il forme, notamment au-dessus du village d'Estardit, un vaste plateau fissuré, couvert d'une maigre végétation de cistes, de lavande, de romarin, d'ajoncs, entre les touffes desquels éclate au soleil le blanc cru du calcaire. L'abondance des coquilles terrestres, *Helix lactea*, *H. vermiculata*, *H. cespitum*, *Leucochroa candidissima*, *Stenogyra decollata*, *Cyclostoma elegans*, etc., y contraste avec leur rareté sur les roches schisteuses et granitiques qui dominent partout ailleurs. Une grande araignée, une Cténise probablement, y enfonce ses tubes soyeux, les Scorpions, les Myriapodes (*Lithobius*, *Geophilus*, *Himantarium*, *Schizophyllum*, etc.), s'y trouvent en abondance sous chaque pierre, le joli lézard écaillé, le *Psammodromus algirus* y est commun.

Mais, surtout, le bord du plateau, incessamment sapé par la mer qu'il domine d'une quarantaine de mètres en moyenne, effondré çà et là en larges échancrures, est creusé à sa base d'un grand nombre de grottes de hauteur et de profondeur variables, mais qui ne sont accessibles qu'en bateau et par un calme parfait. La figure 11 représente l'entrée d'une d'elles, située près de la Cala Mongo, à peu de distance d'Estardit. Une des pointes les plus saillantes attaquée des deux côtés par les eaux est même traversée par une sorte de tunnel dont la voûte a une vingtaine de mètres de large et 6 mètres de hauteur en son milieu; elle porte le nom de pointe de la Roche-Percée (fig. 10). La profondeur d'eau dans ces grottes est parfois considérable; nous avons mesuré 21 mètres au milieu de l'une d'elles. Elles ont souvent, à en juger par celles que nous avons examinées, une physionomie fort différente les unes des autres, différence qui paraît due surtout à leur orientation et à la quantité de lumière qui y pénètre. Là où le jour n'arrive que fortement atténué,

les parois sont couvertes surtout de balanes sur lesquelles se fixent des Hydraires nombreux (Plumulaires, Sertulaires); la *Patella lusitanica* se rencontre jusqu'aux points les plus reculés et entièrement obscurs. Les parties éclairées, au contraire, sont remarquables par le riche développement des algues calcaires encroûtantes. Dès l'entrée, le « trottoir » de *Lithothamnion* cesse; mais on trouve alors, depuis la surface des eaux jusqu'au fond, qui est toujours

Fig. 10. — La pointe de la Roche-Percee, entre l'Escala et Estardit. (Phot. de M. Racovitza.)

tapissé de sable blanc, des masses anfractueuses formées en majeure partie d'algues calcaires et de Bryozoaires. Dans plusieurs grottes ces amas forment contre les parois des gibbosités saillantes recouvertes à la manière d'un auvent par de larges feuilles de *Lithophyllum* violacé. L'intérieur est perforé par les Lithodomes et les Gastrochènes, et les anfractuosités abritent une riche population d'Annélides, de Spongiaires, de *Corynactis*, de Cornulaires, de Coraux parmi lesquels le *Flabellum anthophyllum* est remarqua-

blement commun en individus de toutes tailles, les jeunes montrant avec évidence la curieuse transformation qu'a fait connaître M. de Lacaze-Duthiers [1]. Presque partout, entre ces masses concrétionnées ou à leur surface, l'*Eudendrium ramosum* forme de véritables forêts en miniature, et sur ses touffes sombres brille çà et là le lilas lumineux d'un bel Eolidien, la *Flabellina affinis*.

Les concrétions portent la ressemblance la plus frappante avec les

Fig. 11. — Entrée d'une grotte creusée par la mer dans la falaise crétacée, près de l'Escala. (Phot. de M. Racovitza.)

fonds à Mélobésies du cap l'Abeille, des environs immédiats de Banyuls, où M. Topsent a fait connaître une si riche faune d'Éponges intéressantes. Elles correspondent aussi aux *fonds coralligènes vifs* de Marion [2], et leur position toute superficielle ici justifie l'attribution que j'avais faite [3] de ce niveau à la zone littorale pro-

[1] H. de Lacaze-Duthiers, *Évolution du polypier du Flabellum anthopyllum* (*Arch. Zool. exp.* 3e série, t. II, 1894, p. 445).

[2] A.-F. Marion, *Esquisse d'une topographie zoologique du golfe de Marseille* (*Ann. Mus. Hist. nat. de Marseille*, t. I, 1883, p. 73).

[3] G. Pruvot, *Coup d'œil sur la distribution générale des Invertébrés dans la région de Banyuls* (*Arch. Zool. exp.*, 3e série, t. III, 1895, p. 629).

prement dite et non à la région côtière qui vient au-dessous, quoique ces fonds coralligènes puissent descendre jusqu'à 70 et 80 mètres. Elles prouvent aussi, ce qui, du reste, n'a plus guère besoin d'être démontré, que l'élément profondeur ne doit pas entrer en ligne de compte dans une classification naturelle des fonds sous-marins.

Cette région se termine au S.-E. par la pointe d'Estardit et l'archipel des Mèdes, qui en représente un promontoire détaché. La figure 13 montre l'aspect remarquable d'un de ces îlots, le rocher des Mèdes ou Mogote-Bernat; de face il a la forme d'un grand pain de sucre régulier d'une cinquantaine de mètres de hauteur, mais de profil on le reconnaît formé de deux couches redressées presque jusqu'à la verticale dont la supérieure plus résistante déborde en haut sur l'inférieure qu'elle a contribué à protéger contre la destruction.

Les fonds autour des îles sont essentiellement vaseux et renferment la faune ordinaire de la vase côtière. Mais çà et là les engins rencontrent de petits plateaux rocheux immergés; l'un d'eux, à 100 mètres au S.-E. du Mogote-Bernat, a fourni à nos fauberts, par 56 mètres de profondeur, une récolte abondante semblable à celle des fonds à Bryozoaires du cap de Creus; mais on y trouve en plus une grande abondance de concrétions calcaires roulées, formées pour la plus grande partie de tubes de Serpuliens et de Bryozoaires en plaques, toutes semblables aux concrétions que nous avons trouvées dans une situation analogue autour des roches Saint-Cyprien, Cerbère et autres, immergées au milieu de la vase au large de la plaine du Roussillon [1]. Je signalerai encore dans ce fond particulier la présence inattendue de nombreux rameaux d'*Amphihelia oculata* morts, mais paraissant tout frais encore, alors que dans le Nord nous n'avons jamais trouvé ces coraux qu'à une distance et à une profondeur beaucoup plus grandes, sur le talus du plateau continental, au fond du rech de Lacaze-Duthiers, par exemple.

Au delà d'Estardit et des Mèdes, les dépôts calcaires sont brus-

[1] G. Pruvot, *Coup d'œil.....*, *loc. citat.* p. 644.

quement interrompus pour faire place à la plaine d'alluvions du Ter, le bas Ampourdan, dont la plage littorale reproduit un peu plus en petit la disposition du golfe de Rosas, avec son cordon littoral tendu en arc surbaissé, en arrière duquel s'étend la large nappe de la rivière au milieu de marécages coupés de cultures. Le rocher reparaît au sud, au cap Negro, mais formé cette fois de schistes et de dépôts primaires suivis à leur tour, de Palamos jusqu'aux environs de Bar-

Fig. 12. — Le Mogote-Bernat, ou rocher des Mèdes. (Phot. de M. Racovitza.)

celone, d'une longue bande de granites et de porphyres[1] continue, interrompue seulement par un petit lambeau de primaire un peu au delà de Blanes.

La côte, qui courait jusqu'alors du N.-O. au S.-E., suit maintenant la direction du N.-E. au S.-O., presque absolument rectiligne, formée de collines étagées couvertes d'une multitude d'anciennes tours de signaux, que dominent au loin dans l'intérieur les deux sommets jumeaux de Montseny (altitude : 1,722 mètres). Elle est presque

[1] E. de Margerie et Schrader, *Carte géologique des Pyrénées.*

partout en falaise, formant une suite de caps élevés, cap Bagur, cap San-Sebastian, cap Grosso, cap de Tossa, etc..., de formes arrondies et ne s'écartant pas sensiblement de la ligne générale du rivage contre lesquels s'étendent, au bord de petites plages granitiques, Palamos (fig. 13), port militaire et centre actif de l'industrie du liège dans la région, San-Feliu-de-Guixols, la ville ruinée de Tossa, la gracieuse station balnéaire de Blanes. C'est là que nous venions chercher un mouillage chaque soir. M. Racovitza a pratiqué dans chacun de ces petits ports quelques pêches pélagiques nocturnes. Elles ne sont pas suffisantes pour donner une connaissance sérieuse de cette faune, mais il est remarquable que la faune pélagique s'est montrée toujours sensiblement différente d'un port à l'autre, et toujours plus abondante et plus riche qu'elle ne semble l'être à Banyuls dans les mêmes conditions et à la même époque.

Au cours de notre croisière, il a été donné dans cette région 19 coups de drague ou de chalut et pratiqué une cinquantaine de sondages qui ont servi, concurremment aux indications de la carte du service hydrographique de la Marine (côte Est de la Méditerranée, de Tarragone au cap de Creus, carte n° 4887), à dresser le croquis que je donne ici de la région côtière (fig. 15). En raison de la petite échelle de cette carte, les cotes de profondeur n'ont pas pu y être reportées ; seules y figurent les courbes de niveau de 100, 200, 500, 800 et 1.000 mètres.

Ce qui attire immédiatement l'attention, c'est l'allure du plateau continental. La déclivité de son talus commence, en général, à l'isobathe de 150 mètres, et comme, d'autre part, on trouve déjà presque partout une profondeur de 70 à 80 mètres à moins de deux kilomètres de la côte, il suit de là qu'il forme une table presque horizontale, la *planassa*, comme on l'appelle dans le pays, sur laquelle, dans sa partie la plus large, en face de San-Feliu-de-Guixols, il ne faut pas s'éloigner au large de moins de 18 kilomètres pour passer de la profondeur de 100 mètres à celle de 150 mètres, soit une pente inférieure à 3 pour 1.000.

Mais, surtout, le plateau, qui a une largeur moyenne de 20 kilomètres et dont le bord est sensiblement parallèle à la ligne générale de la côte, présente deux profondes échancrures, deux *rechs*, pour leur donner le nom que j'ai attribué déjà à des incisures semblables qui découpent le bord du plateau aux deux extrémités du golfe du Lion. Je rappelle que j'ai trouvé ce terme, qui désigne en langue catalane un ravin étroit où coule un ruisseau, appliqué par les pêcheurs de Banyuls et de Collioure à l'une de ces incisures les mieux caractérisées, qui commence par un escarpement rocailleux connu sous le nom de roche du Fountaindrau[1]. L'un de ceux de la côte espagnole qui nous occupe à présent, le *rech de Saint-Sébastien*, que nous baptisons ainsi parce qu'il se trouve à peu près sur le prolongement du cap de ce nom, a une grande ressemblance avec celui auquel je viens de faire allusion. Il est très profond, puisqu'on trouve déjà 683 mètres à 4 kilomètres et demi seulement de la pointe du cap, et 1.123 mètres à 12 kilomètres et demi; et sa pointe du côté de terre doit être occupée, comme pour l'autre, par des masses rocheuses relativement importantes, car nous y avons accroché nos engins plusieurs fois et nous avons fini par y perdre une de nos plus fortes dragues. Son axe est dirigé presque exactement de l'ouest à l'est, normalement à la côte au point où elle se recourbe pour prendre la direction du sud-ouest. L'autre échancrure, le *rech de Blanes*, du nom de la ville près de laquelle il se termine, a, au contraire, une direction nord-sud. Mais il se présente avec la même forme et à peu près les mêmes dimensions; nous lui trouvons également, à 12 kil. 5 de la côte, la profondeur de 1.095 mètres.

Il faudrait, pour être fixés sur la signification de ces singulières découpures, des recherches plus approfondies, des sondages plus multipliés et poussés plus loin vers le large. Il faudrait surtout pouvoir pénétrer dans le manteau de sédiments meubles qui recouvrent le fond et extraire au-dessous de lui des fragments de la roche en place. Mais l'outillage est à créer. A défaut de ces témoi-

[1] G. Pruvot, *Essai sur la topographie.....*, *loc. cit.* p. 632 et carte.

gnages, peut-être l'étude géologique de la côte et des failles qui la sillonnent jettera-t-elle la lumière sur l'origine de ces accidents du plateau continental. On échappe difficilement à l'idée qu'ils doivent être liés de près ou de loin aux effondrements dont presque tout le littoral méditerranéen a été le siège à une époque relativement récente, ainsi qu'il résulte de la magistrale étude consacrée par Suess à la Méditerranée [1]. M. de Lapparent [2] admet l'existence d'une grande ligne de fracture courant presque en ligne droite de la

Fig. 13. — Le port de Palamos. (Phot. de M. Racovitza.)

pointe de Gibraltar aux Pyrénées, jalonnée par les formations volcaniques du cap de Gata, du cap Palos de la pointe de Nao, de l'ilôt des Columbretes et d'Olot, le long de laquelle on reconnaît quatre grands cirques d'effondrement trahis par les arcs que dessine le rivage ibérique entre les caps saillants. Et, pour ce qui concerne la région restreinte que nous avons en vue, M. G. Dollfus a publié sur la tectonique du littoral même de la Catalogne une très intéressante

[1] E. Suess, *Das Antlitz der Erde*, trad. franc., Paris, 1897, t. I, p. 358.
[2] A. de Lapparent, *Leçons de Géographie physique*, Paris, 1896, p. 421.

communication à la réunion extraordinaire de la Société géologique qui s'est tenue à Barcelone en 1898[1], dont il ne sera pas sans intérêt de résumer ici les conclusions :

Il s'est formé dans cette région, peut-être dès les temps primaires, avec des alternatives d'exhaussement et d'affaissement, un grand pli anticlinal, dirigé du S.-O. au N.-E., dont l'axe correspond à peu près à la ligne actuelle du rivage et dont les restes dénudés forment la chaîne catalane actuelle. Soulevé une dernière fois à la fin de l'aptien et émergé pendant tout l'éocène, il était probablement, comme le pense J. Almera, adossé à l'est à une masse continentale qui devait s'étendre jusqu'aux Baléares, et ses eaux, pendant tout l'éocène et l'oligocène, s'écoulaient vers l'ouest dans un grand synclinal orienté de Lérida à Olot. Tous les matériaux des poudingues du Montserrat proviendraient du ravinement de cette chaîne. Actuellement, au contraire, les cours d'eau prennent leurs sources dans les collines oligocènes de la plaine continentale intérieure et franchissent à contre-pente toutes les zones concentriques du nummulitique et du crétacé pour se réunir d'abord dans une dépression interne parallèle à la côte et franchir ensuite l'axe côtier pour se jeter dans la mer au S.-E. Ce renversement de direction est dû à ce qu'à la limite entre l'oligocène et le miocène la chaîne catalane s'est rompue (une grande faille visible sur plus de 50 kilomètres règne au sud de Barcelone suivant l'axe même de l'anticlinal), et des effondrements successifs se sont produits de part et d'autre de son axe, à l'ouest pour former la vallée interne, et à l'est pour former le rivage actuel. Il est probable que la faille anticlinale s'est rouverte à diverses reprises. D'ailleurs, « ce n'est pas une faille ou fracture unique qui a déterminé la destruction de la chaîne catalane, mais ce résultat a été obtenu par l'effet d'une série de failles subparallèles axiales, d'autres failles subconcentriques ayant déterminé une autre série d'effondrements internes, et la dénudation s'est fait

[1] G. Dollfus, *Relations entre la géologie et l'hydrographie en Catalogne* (*Bull. Soc. Géol. France*, 3e série, t. XXVI, 1898, p. 876).

sentir avec une intensité considérable en ravinant d'abord de l'est à l'ouest, puis en agissant de l'ouest à l'est sur les ruines laissées debout par ces réductions successives » (G. Dollfus, p. 883). Les rivières se sont fait jour vers la mer actuelle soit par des fractures transversales, soit par les seuls progrès du ravinement qui a découpé peu à peu l'obstacle et amené la capture des eaux du côté opposé.

Fig. 14. — La ville et le mouillage de San-Feliu de Guixols (Vue prise de l'ermitage de San-Telmo.)

Le plateau continental représente-t-il ici les derniers fragments effondrés de la chaîne et les rechs qui le découpent proviennent-ils des fractures produites par l'effondrement ? Ou bien le plateau est-il formé, dans toute son épaisseur, uniquement de sédiments meubles charriés à la mer par les eaux courantes, postérieurement aux derniers effondrements et accumulés sur les lambeaux effondrés qui seraient descendus jusqu'aux grandes profondeurs du large et qu'ils auraient recouverts d'une couche épaisse jusqu'à la distance mesurée par le bord du plateau actuel ? Les rechs seraient dus alors à une

interruption dans l'apport, interruption produite peut-être par quelque pointement rocheux particulièrement saillant sur le fond. Cette dernière hypothèse, à laquelle je m'étais arrêté, en ce qui concerne les mêmes formations dans le golfe du Lion, a pour elle la largeur sensiblement uniforme du plateau continental tout le long de la côte jusqu'au fond même du golfe de Valence, et peut-être aussi la quasi-horizontalité et la régularité de sa surface. Il est certain, en tous cas, que la dénudation de la chaîne côtière jusqu'à la mise à nu de son axe cristallin a dû fournir une masse énorme d'alluvions qui ont dû niveler toutes les inégalités du fond de la mer jusqu'à une certaine distance du rivage et prendre au moins une part à la formation du plateau tel qu'il se montre aujourd'hui. Mais l'attribution, à ces seuls apports de toute la masse du plateau, a contre elle, à première vue du moins, un fait qu'il me reste à signaler, à savoir que, dans la région que nous venons d'explorer, la surface du plateau, au lieu d'être partout à la même profondeur, pour une même distance de la côte, est très sensiblement oblique de bas en haut et du nord vers le sud. Ainsi, si on trase une série de lignes parallèles au rivage et espacées de deux en deux milles, on trouvera qu'à deux milles de la côte, la profondeur qui est de 110 mètres, à la hauteur du cap Negro, se réduit à 90 mètres en face de Palamos, à 58 mètres au bord oriental du rech de Blanes, et même n'est plus que de 25 mètres au large de Mataro, un peu au delà des limites de la carte de la page 37. Elle croît de nouveau ensuite au sud, vers Barcelone. Pour la ligne de quatre milles, les profondeurs, en face des mêmes points, sont respectivement 160, 104, 75 et 40 mètres. Pour la ligne de six milles, elles deviennent 170, 130, 90 et 90 mètres. Pour celle de huit milles, elles deviennent 200, 140, 95 et 100 mètres. Il y a donc une obliquité manifeste, avec relèvement vers le sud, et si on poursuit plus dans le détail cette analyse pour la portion du plateau comprise entre les deux rechs de Saint-Sébastien et de Blanes, on trouve que cette inclinaison s'y complique d'une sorte de dépression en gouttière peu accentuée, il est vrai, mais bien reconnaissable sur

un diagramme. C'est sur la ligne normale à la côte passant à peu près à égale distance de San-Feliu de Guixols et du cap de Tossa que se trouve le fond de la gouttière. Le plateau se relève très lentement et à peine du côté du nord, mais beaucoup plus du côté du sud, et la lèvre orientale du rech de Blanes se trouve ainsi assez fortement relevée par rapport aux parties voisines du plateau et à la lèvre occidentale. Il faut ajouter que ces différences de niveau, sensibles surtout jusqu'à quatre milles, s'atténuent à partir de là et finissent par disparaître tout à fait au bord même du plateau. Enfin, il est à remarquer qu'elles sont liées, dans une certaine mesure, à la nature même des sédiments. J'ai indiqué déjà, dans ma première étude sur les fonds sous-marins de la région de Banyuls, qu'au large et au sud du golfe de Rosas, on ne trouve plus la même succession des fonds que dans le golfe du Lion. Rien n'y représente la bande des sables du large, et la vase côtière jaunâtre se continue, sans démarcation tranchée avec la vase profonde, depuis le bas de la plage littorale jusqu'au point le plus éloigné et le plus profond que nous ayons pu atteindre. Ce même faciès, purement vaseux, sans trace perceptible de sable, s'étend au sud jusqu'à San-Feliu de Guixols et même un peu au delà. Le rech de Saint-Sébastien est uniquement tapissé de vase jaunâtre, molle, aussi bien sur les flancs et sur le bord du plateau que sur le fond lui-même. Mais à partir du niveau du cap de Tossa, le sédiment, renfermant toujours, il est vrai, une certaine proportion de vase, devient subitement fortement sableux et passe même, par endroits, à des graviers relativement grossiers, avec abondance de débris de coquilles. Ces sables vaseux, tout à fait semblables aux sables du large ordinaires, occupent toute la surface du plateau, jusqu'au bord, ainsi que les flancs du rech de Blanes. La vase pure côtière est réduite alors à une très mince bande ne descendant pas plus bas que 50 ou 60 mètres, et elle manque même, à peu près complètement, vis-à-vis de Blanes, où le sable de la plage paraît se continuer sans démarcation avec le sable du large, Bien entendu, la vase pure se retrouve au delà du plateau conti-

nental et dans les grandes profondeurs du rech. Une ligne pointillée marque sur la petite carte ci-dessous la limite approximative entre la région vaseuse *N* et la région sableuse *S*.

Il est à remarquer que la réapparition des sables du large correspond exactement au relèvement du fond sur le plateau, comme s'il s'était produit là un apport beaucoup plus considérable. Si on considère que ces sables se trouvent en face de l'embouchure de la Tordera, que, plus au sud, on en trouve d'analogues marqués sur les

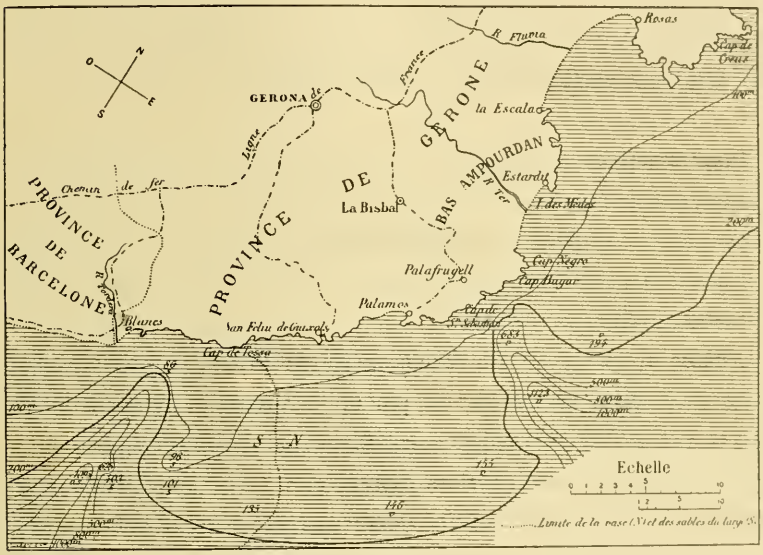


Fig. 15. — Carte du littoral et de la région côtière de la province de Gérone.

cartes marines en face de l'embouchure du rio Besos et même non loin de celle du Llobregat, et que, d'un côté, ces trois rivières sont les seules qui franchissent l'axe granitique côtier pour amener à la mer les eaux de la vallée intérieure, tandis que les rivières du nord, le Ter, comme la Fluvia et la Muga, ne coulent jusqu'à leur embouchure qu'à travers leur plaine d'alluvions, il semblera peut-être naturel d'admettre que ces deux faciès différents, vaseux et sableux, ne sont dus qu'à la différence des apports des rivières voisines, suivant la nature des terrains traversés par elles. Dès lors, si l'obliquité

du plateau continental et son [relèvement vers le sud ne sont dus qu'à un déversement plus grand de matériaux d'alluvions, il n'y a plus, de ce fait, d'objection à la première hypothèse émise sur l'origine du plateau, et rien ne s'oppose à ce qu'on le considère comme constitué par les matériaux déversés à la mer, pendant la période torrentielle des rivières, quand l'érosion par les eaux courantes était à son maximum. Mais c'est toujours une conclusion provisoire, en l'absence de faits pleinement démonstratifs pour l'appuyer ou l'infirmer. Je voulais surtout, par cet exposé, appeler l'attention des géologues et des géographes sur une région et sur des questions qui semblent particulièrement dignes d'intérêt.

Pour terminer, en revenant à la zoologie, je me bornerai, en attendant une étude plus complète des matériaux recueillis, à caractériser les principaux fonds de la région côtière par une brève énumération des formes animales que nous y avons trouvé le plus abondamment représentées :

Sables du large. — En face du golfe de Rosas, à quinze milles à l'E.-S.-E. de la ville de Rosas, par une profondeur comprise entre 160 et 141 mètres, le fond, qui est formé de sable dur, avec nombreux débris de coquilles, s'est montré caractérisé par l'abondance des grandes Éponges, des *Stichopus regalis* et des *Echinus acutus* : mais ceux-ci sont toujours remarquablement petits. Le chalut ramène encore beaucoup de coquilles vides et de tubes de Protules concrétionnés, mais peu d'Hydraires et de Bryozoaires. Je signalerai encore parmi les hôtes de ces sables plusieurs *Natica*, *Ciona intestinalis*, *Cynthia granulosa*, et surtout des Oursins, *Brissopsis lyrifera*, *Spatangus purpureus* et *Dorocidaris papillata*, ce dernier portant souvent sur ses radioles des *Scapellum vulgare* et de petites Avicules.

Par tous ses caractères, ce fond, qui termine en réalité à l'ouest la bande de sables du large du golfe du Lion, présente une étroite analogie avec les plateaux rocailleux qui sont connus plus au nord

sous les noms de Ouillals, Cannalots, la Ruine, etc., et qui forment, si on y ajoute le banc de graviers et galets à coquilles anciennes du cap de Creus, une longue bande arquée et discontinue à la limite de la vase côtière et des sables du large.

Les sables du large qui reparaissent entre San-Féliu de Guixols et Blanes nous ont fourni, par une profondeur de 94 mètres, également dans un fond de sable dur un peu vaseux, avec graviers et fragments de coquilles, surtout des Echinodermes, *Echinus acutus*, *Spatangus purpureus*, *Ophioglypha lacertosa* et *Stichopus regalis*, tous extrêmement nombreux, quelques Ophiures, *Antedon rosacea*, *Palmipes membranaceus* de grande taille, *Luidia ciliaris*, *Dorocidaris papillata* portant sur ses piquants de petits Hydraires, des *Scalpellum vulgare* et surtout une assez grande quantité d'*Alepas minuta* que nous n'avons pas encore rencontré dans les autres stations, *Stenorhynchus phalangium*, *Pagurus excavatus* avec *Adamsia palliata*, *Crangon cataphractus*, *Hyalinœcia tubicola*, plusieurs Térébelliens, des *Doris* et Eolidiens, *Thethys fimbriata*, *Gastropteron Meckelii*, des Éponges diverses.

C'est en somme, avec la remarque que le *Dorocidaris* ne se rencontre pas ordinairement dans les stations aussi élevées, la faune habituelle des sables du large, mais avec immixtion de quelques types qui sont d'ordinaire plus spécialement cantonnés dans les fonds vaseux.

Vase côtière. — Au nord du rech de Saint-Sébastien, par des profondeurs comprises entre 142 et 116 mètres, ce fond est caractérisé surtout par l'abondance extrême des Comatules, *Antedon rosacea* et *Ant. phalangium* mélangées, mais avec prédominance marquée de cette dernière. *Ophioglypha lacertosa*, *Astropecten spinulosus*, *Heliactis bellis*, *Scaphander lignarius* viennent ensuite par rang d'abondance. Le chalut ramène encore, parmi les Mollusques, quelques *Sepia elegans*, *Eledone Aldrovandi*, *Cassidaria echinophora* en plusieurs variétés, *Aporrhais serresianus*, *Trochus granulatus*, *Avicula hirundo*; parmi les Tuniciers, *Ciona intestinalis* et

Diazona violacea ; parmi les Annélides *Chætopterus variopedatus. Sabella pavonina. Filograna implexa ;* parmi les Echinodermes. *Ophiothrix fragilis* et *Stichopus regalis ;* parmi les Cœlenterés, *Alcyonium digitatum, Sertularella polyzonias, Lafoea dumosa, Antennularia ramosa* et *Aglaophenia myriophyllum* portant presque toujours sur ses rameaux soit des œufs de Sépiole, soit ses hôtes habituels *Scalpellum vulgare* et *Gephyra Dohrni.* Caractères négatifs : ni Crustacés, ni Oursins, ni Bryozoaires, ni Vérétilles.

Plus au sud, au S.-E. de San-Féliu de Guixols, par une profondeur de 135 mètres, la drague ramène, dans la même vase gris jaunâtre, une grande quantité d'*Antedon phalangium*, qui remplace entièrement l'*Ant. rosacea* absente, un grand nombre d'Éponges habitées par des Syllidiens divers, des Hydraires, notamment *Aglaophenia myriophyllum* et *Lafoea dumosa* sur les rameaux duquel nous avons trouvé enroulées quelques *Nematomenia flavens, Scaphander lignarius, Microcosmus vulgaris, Cynthia granulosa,* de petits *Astropecten,* etc., mais là encore ni Vérétilles, ni Pennatules, ni Oursins.

Cette vase côtière du sud du cap de Creus, qui est sans continuité directe avec celle du nord, paraît donc avoir, au point de vue faunistique, un caractère mixte et réunir en mélange des types animaux qui sont en général, au nord dans le golfe du Lion, plus étroitement cantonnés les uns dans la vase pure, les autres dans les sables. Mais il convient d'ajouter qu'au point de vue physique lui-même, ce sédiment a aussi en plusieurs points des caractères intermédiaires, et que les échantillons rapportés par la coupe du sondeur ont présenté parfois une appréciable proportion de particules sableuses.

Nous n'avons pas eu dans cette rapide excursion la possibilité d'explorer sérieusement avec la drague le fond même des rechs ni les grands fonds au delà du plateau continental. Autant qu'on en peut juger par les quelques tentatives faites sur les flancs de leurs talus, la faune ne paraît pas y être très riche. Sur le flanc du rech de Saint-Sébastien, entre 491 et 190 mètres, avec fond de vase molle pure,

la drague a ramené, avec un grand nombre d'*Antedon phalangium* et de *Diazona violacea*, peut-être recueillis en remontant sur le bord même du plateau, seulement quelques *Microcosmus*, *Kophobelemnon Leuckarti*, *Ranella gigantea*, *Pecten clavatus* et *Isocardia cor*, celle-ci renfermant, comme c'est la règle pour tous les échantillons que nous avons recueillis vivants jusqu'ici, une Malacobdelle à son intérieur, et quelques exemplaires de la curieuse Éponge subglobuleuse à racines effilées qui doivent servir à l'implanter dans la vase, *Thenea muricata*.

Sur les flancs du rech de Blanes, entre 600 et 450 mètres, la drague a recueilli dans la même vase jaunâtre, très molle et gluante, seulement quelques Spatangides (*Brissus ?*), quelques Décapodes macroures appartenant à la famille des Hippolytidés, et de gros blocs d'*Amphihelia oculata* morts et concrétionnés, mais renfermant dans leurs cavités des Éponges et de nombreuses Annélides dont l'étude reste à faire.

En somme, sous la réserve des formes particulières que l'étude des matériaux conservés pourra révéler, la région côtière catalane montre dans sa partie septentrionale sensiblement les mêmes associations animales que la partie occidentale du golfe du Lion. Le type du plateau français, avec les divisions qui y ont été reconnues dans la région de Banyuls, se poursuit jusqu'au delà du cap de Creus, jusque vers le milieu du golfe de Rosas. Mais au delà, du sud de ce golfe jusque vers le cap de Tossa, les limites des divisions sont bien moins marquées ; les sédiments vaseux remontent d'une part presque jusqu'à la ligne du rivage et de l'autre atteignent le bord même du plateau continental ; les faunes de la vase côtière et des sables du large y sont mélangées dans une grande mesure, et ce mélange même justifie encore l'attribution que j'avais été amené à faire de ces deux zones à une même région, la *région côtière*.

Les recherches ultérieures confirmeront probablement que cette différence d'allure des fonds en des points si rapprochés, qui commande elle-même la différence des faunes, tient essentiellement à la

nature des apports des rivières, à leurs différences en quantité et en qualité, autrefois et aujourd'hui, par conséquent à la composition géologique et à la tectonique du sol émergé.

D'un autre côté, la faune si variée et si bien localisée des grottes creusées dans le lambeau crétacé de l'Escala à Estardit est, sans contredit, en rapport avec la nature géologique de ce terrain dont l'équivalent ne se retrouve nulle part ailleurs dans la région. Elle prouve encore quels liens étroits rattachent la biogéopraphie à la géologie.

On peut être convaincu, en attendant l'entrée en scène de la géologie sous-marine encore à naître, que l'étude géologique attentive des rivages ne manquerait pas d'apporter un appui sérieux à la biogéographie et fournirait dans bien des cas la solution de questions obscures touchant l'extension, la discontinuité ou les lacunes dans la distribution de certains types marins, de même qu'inversement la connaissance de la distribution actuelle des organismes a déjà fait beaucoup pour l'histoire des rapports des diverses parties de notre globe dans le passé.

LE SYSTÈME NERVEUX DU CABOCHON

CAPULUS HUNGARICUS[1]

PAR

H. DE LACAZE-DUTHIERS,
de l'Institut
Fondateur des Archives
des Laboratoires de Roscoff et de Banyuls.

Lorsqu'en 1872 je publiais dans le premier volume de mes *Archives* le mémoire sur les Otocystes — à propos du *Pileopsis hungaricus* (de Lamarck), j'y disais : « Dans un travail d'ensemble sur les Gastéropodes dont les matériaux sont recueillis et que je me propose de publier bientôt, j'aurai l'occasion de faire connaître l'anatomie de quelques Mollusques de ce groupe, car l'organisation en est fort curieuse et il est très intéressant de la rapprocher de celle des êtres déjà plus ou moins bien étudiés et connus.

« Tel est le cas du Cabochon (*Pileopsis hungaricus*) .»

Qui dans sa carrière scientifique, après de longues études et l'accumulation de nombreux et importants matériaux, ne s'est promis de publier *bientôt* et de mettre en œuvre les résultats acquis ?

Dans ce même volume des *Archives*, 1872, était commencée la publication de cet ensemble de recherches dont il est question. Les Gastéropodes pulmonés, surtout *aquatiques*, y avaient été étudiés avec quelques détails.

Plus tard parut la monographie de la Testacelle qui vint s'ajouter à ces premiers mémoires.

(1) Dans mon travail sur les *Otocystes*, j'avais parlé du Cabochon en l'appelant *Pileopsis hungaricus*. Depuis cette époque, dans les ouvrages classiques, on est revenu au nom de *Capulus*. Je n'ai vu aucun inconvénient à reprendre l'ancien nom et à abandonner celui qu'avait donné de Lamarck.

Mais les créations des stations de Roscoff et de Banyuls, les charges de l'enseignement en Sorbonne, les voyages, etc., firent retarder la suite des publications annoncées et, depuis lors, des travaux nombreux et considérables parurent dans les différents recueils biologiques étrangers.

On découvre facilement, dans les travaux sur les Mollusques, deux tendances très différentes qui s'imposent isolément et font modifier bien souvent les méthodes guidant les auteurs.

Les parties visibles, externes surtout solides, quand elles laissent des traces comme les moules des êtres qui les ont produites, ont un attrait particulier pour les uns. — Pour les autres, ce sont les organes internes qui doivent tout dominer et fournir les renseignements propres aux classsifications.

Pour ne citer qu'un exemple, celui-là même qui va être étudié, la coquille du *Capulus* semble à elle seule pouvoir permettre de le rapprocher des types dont le corps est enfermé dans des coquilles en apparence semblables et dites patelliformes.

Quelle déception n'éprouve-t-on pas, quand, s'en rapportant exclusivement aux revêtements extérieurs, on veut arriver à des rapprochements que viennent contredire les études des organes.

Les exemples sont trop connus pour les énumérer en commençant ce travail. Il est cependant utile de rappeler que dans plus d'une communication faite à l'Académie des Sciences, j'ai signalé, dès 1885, quelle était la disposition du système nerveux dans un petit Gastéropode, très abondant aux environs de la *Calle* (Algérie) et que j'ai retrouvé dans les anfractuosités des trottoirs calcaires formés à la limite moyenne entre les plus hautes et les plus basses eaux de la Méditerranée aux environs du Laboratoire Arago.

Le *Gadinia*, dont l'histoire détaillée sera prochainement revue et publiée en collaboration avec l'un de mes collègues et ami, a aussi une *coquille patelliforme*. Mais quelle différence entre l'organisme de ce petit être et celui du *Capulus !*

L'on mettra en lumière dans les *Archives*, les différences orga-

niques qui séparent des genres en apparence très similaires quand on ne considère que leur enveloppe protectrice.

Aujourd'hui il m'a paru utile de reprendre la description du système nerveux du Cabochon, et je dois tout d'abord remercier M. L. Boutan, pour m'avoir aidé dans cette besogne pendant que j'étais souffrant et qu'il m'était difficile de m'en occuper exclusivement.

En revoyant mes notes déjà anciennes, il ne m'a pas été difficile de reconnaître que le *Capulus* avait été peu étudié, et qu'à part un dessin fort exact de quelques-uns des centres nerveux donné par M. Bouvier (*Thèse*, page 227), on pouvait encore tenter de mettre à jour des figures représentant l'ensemble du système nerveux du *Capulus*.

Dans le mémoire sur les Otocystes une figure de profil, faite surtout pour marquer avec grande précision la position et les rapports de l'organe de l'audition et datant de 1872 (1er vol. des *Arch. de Zool. Exp. et Gén.*) m'assurait par une courte description générale la priorité sur la connaissance générale du système nerveux du *Capulus*.

Une autre considération a conduit à la très limitée publication présente.

Le *Capulus* est si singulièrement représenté dans le *Thier-Reich* de Bronn (pl. VI, dritter Band, fig. 20, édition nouvelle), que j'ai cru devoir donner une figure (pl. I des *Archives* année 1901, fig. 1) de l'animal entier dans laquelle on voit des nerfs palleaux importants. — D'autres détails dans l'ensemble de la planche permettront, je l'espère, de prendre une idée plus exacte de l'animal.

Toute l'anatomie du *Capulus* est intéressante ; et l'on trouve dans les ouvrages des affirmations que ne confirment pas l'observation et cela sur les choses les plus simples, les plus faciles à constater.

Ainsi dans le *Traité de Conchyliologie*, de P. Fischer, où le Woudward a été fondu, page 754, à propos des caractères des Capulidés on lit : « Branchie composée de filaments rigides très étroits ; » et, plus loin, page 755, pour le genre *Capulus*, il y a ceci. « Une

seule branchie formée de lames étroites et linéaires. » Il y est dit encore que « le mufle est allongé ».

On verra plus loin qu'il est difficile d'admettre ces affirmations.

P. Fischer admet avec raison que l'œil est porté par un renflement à la base externe du tentacule.

M. Bouvier dit, page 230 de sa *Thèse :* « Les yeux sont portés par les tentacules eux-mêmes sans saillie oculaire sensible. »

Il ne faut pas oublier que ce dernier auteur dit au début de sa description, page 229 : « Je n'ai pu étudier que d'une façon très sommaire le système nerveux du *Capulus (Pileopsis) Hungaricus* (Linné), sur un des exemplaires bien conservés de la collection du Muséum. »

Sous l'action des liquides conservateurs, les exemplaires pouvaient bien ne pas présenter le renflement oculifère — qui est parfaitement évident sur tous les animaux vivants. Dans tous mes dessins, qui datent de longtemps, je trouve ce renflement ne faisant aucun doute.

La branchie est formée (pl. I, fig. 3 *Br*) de lamelles larges, triangulaires, très régulières, dont le bord présente un double contour. C'est probablement ce double contour rappellant un filament qui, sur des animaux contractés, aura conduit à admettre la forme rappelée dans la citation qui vient d'être faite.

Le mufle prolongé ne paraît pas être encore une condition organique exactement indiquée ; on verra que c'est la lèvre inférieure qui est très allongée. — Il est bien évident que si, sur des détails d'aussi peu d'importance, on n'est pas d'accord dans les descriptions, des études plus approfondies sont nécessaires.

Chacun peut apporter une part, quelque faible qu'elle soit, à la description plus exacte du type *Capulus*. D'autres pousseront plus avant l'histoire de cet animal ; peut-être ces quelques pages et figures conduiront-elles de jeunes anatomistes à faire connaître complètement le petit être dont je ne peux, en ce moment, donner qu'une courte histoire neurologique.

Les études dont je ne publie en ce moment qu'une partie, datent de longtemps.

Ce fut en 1858, en rentrant d'un voyage en Corse et à Minorque, qu'en passant par Cette je trouvai en grand nombre le *Pileopsis*, comme on le nommait alors.

Les bateaux pêcheurs, appelés dans le pays *bateaux-bœufs*, qui rentrent dans la soirée, ordinairement de 4 à 5 heures, apportent au marché les produits de leurs pêches, à peu près toujours les mêmes, et en assez grand nombre, suivant les parages sur lesquels ils ont traîné leur chalut. Pour certains sujets de recherches, on peut s'approvisionner largement vers 5 heures, au marché de la Pêcherie, à Cette.

Plus tard, de 1860 à 1873, j'ai eu, sur les côtes de l'Algérie, de de beaux spécimens de Cabochon ; mais, entraîné par d'autres études, il ne me fut pas possible de reprendre ce travail que je voulais compléter par l'étude générale des Gastéropodes à coquille patelliforme.

II

Sans attribuer une grande importance à la recherche des synonymies anciennes qui permettent de restituer aux genres leurs noms primitifs, j'accepte le nom de *Capulus* qui remplace aujourd'hui dans les traités celui de *Pileopsis* donné par de Lamarck en 1812, et que j'avais employé dans mes premières études *(Otocystes)*. Monfort avait, en 1810, déjà donné le nom de *Capulus* au genre Cabochon.

Il est des naturalistes qui, avec plus d'ardeur que pour des recherches nouvelles et utiles, s'ingénient à retrouver les vieux noms sous lesquels on avait d'abord connu les animaux, et occupent leur activité scientifique faiblement originale à rétablir les anciens extraits de naissance des genres et même des groupes plus généraux. Ce travail peut avoir son utilité, il me paraît parfois faire renaître, bien à tort, des noms dont l'absurdité est évidente, car ces noms

étaient donnés soit d'après des observations incomplètes, soit d'après des erreurs même d'observation. Dans un prochain travail, j'aurai l'occasion de revenir sur ce sujet.

A part quelques détails anatomiques relevés par Quoy et Gaimard, la bibliographie du *Capulus* est assez pauvre.

Sa coquille a été très exactement représentée dans plusieurs ouvrages spéciaux, en particulier dans le *Manuel de Conchyliologie* de Chenu [1].

Mais on ne trouve guère de bonnes figures de l'animal. J'ai dit combien était insuffisante la figure donnée dans le *Thier-Reich* de Bronn [2], nouvelle édition.

M. Bouvier a donné une excellente figure des quelques ganglions nerveux, mais seulement de ceux groupés dans la tête du Cabochon.

Enfin, dans mes *Archives* [3], j'ai figuré le profil exact de la tête du *Pileopsis*. C'est certainement la première figure naturelle et exacte donnée de cet animal.

III

La coquille du *Capulus* rappele, par sa forme, un bonnet phrygien. Aussi, les Méridionaux, frappés par cette ressemblance, la désignent-ils sous le nom de bonnet de Marianne ou bonnet de la Liberté, soit de la République.

Le qualificatif *patelliforme* qui lui est appliqué dans certains traités de conchyliologie n'est pas très juste ; la coquille est bien d'apparence conique, mais n'a pas la forme d'une coquille de Patelle, elle se rapproche plutôt, comme allure générale, de celle d'une Emarginule ou d'une Gadinie, dont le sommet serait dévié sur la droite et fortement recourbé en spirale très courte. Fait assez

[1] Chenu, *Manuel de Conchyliologie et de Paléontologie conchyliologique*, p. 328. — Victor Masson, Paris, 1859.

[2] *Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs*, pl. VI, fig. 20, Band. III, 30, 31, 32, 33 et 34, Lieferung. — Leipzig, 1898.

[3] De Lacaze-Duthiers, *Otocystes ou capsules auditives des Mollusques Gastéropodes. Archives de Zoologie exp. et générale.* — Paris, t. I. 1872.

rare chez les Gastéropodes, elle est épidermée et pilifère, ce qui permet de la reconnaître à première vue.

L'animal encore dans sa coquille, la bouche étant en haut et en avant[1], l'on voit sur son dos une large ouverture conduisant dans la cavité branchiale ; ce sont là les deux seuls orifices que l'on puisse distinguer facilement sans enlever l'animal de sa demeure.

Le pied est volumineux, il occupe presque complètement la face ventrale, et la sole pédieuse qu'il forme est sensiblement circulaire, elle bouche à peu près entièrement l'orifice de la coquille, lorsque l'animal est contracté. Son corps est attaché au test par un grand muscle en fer à cheval (Pl. I, fig. 6 et 7, *m c*, *m c*) qui occupe en bas et en arrière la même situation que chez une Patelle, une Gadinie ou une Emarginule.

Si l'on examine l'animal par la face dorsale, on distingue alors le manteau qui a sécrété la coquille et dont le bord festonné s'étend tout autour du corps (fig. 1 ; fig. 5 *m*). On aperçoit par transparence, dans la région inférieure du corps, qui correspond au sommet du tortillon, la glande génitale (fig. 1 *g*) jaunâtre, surtout visible dans la partie droite de la figure, le foie brunâtre *f* placé plus à gauche et, au-dessus de lui, le corps de Bojanus (fig. 1 *r*) reconnaissable à sa teinte brun foncé, enfin le cœur, et, vers le milieu de droite à gauche, la cavité branchiale *B* la branchie.

Si, pour l'étaler, l'on fend le manteau dans la partie correspondant au plafond de la cavité branchiale et si l'on rejette de chaque côté les lambeaux (fig. 3), on aperçoit la branchie grande et pectinée (fig. 3 *Br*), sur le côté gauche avec, à sa droite, la fausse branchie (fig. 3 F), l'anus qui remonte assez haut sur le côté droit (fig. 3 *a n*), et les orifices du rein (fig. 3, *o r*) des organes génitaux, ainsi que cela a été figuré (fig. 3).

Le *Capulus*, tout en ayant une analogie de forme extérieure assez

[1] J'adopte ici, comme je l'ai toujours fait pour la description des animaux, la disposition suivante : la bouche et la tête en haut, le disque pédieux en avant ; l'orientation est, dès lors, simple, et l'espèce décrite ici sera supposée dans une telle position.

grande avec une Patelle ou une Emarginule, est néanmoins un Pectinibranche comme on le constate en voyant la figure 3, mais ce qui contribue surtout à lui donner une physionomie toute spéciale, ce sont deux caractères que j'ai laissés jusqu'ici de côté à dessein pour les mieux faire ressortir.

Il faut remarquer tout d'abord que le tortillon fait complètement défaut. La cavité du fond de la coquille est régulièrement conique, et l'ensemble des viscères se termine en bas et en arrière par un cône droit non contourné (fig. 1).

La tête présente deux tentacules assez longs, subulés (fig. 1, 2 et 3), à la base de ces tentacules, un renflement latéral et extérieur porte les yeux.

Sous la bouche, on trouve un énorme prolongement en forme de languette à bords latéraux relevés de manière à figurer une gouttière (fig. 1, 2, 3, 5 *l*), la bouche s'ouvre entre les deux tentacules dans l'intérieur de cette gouttière (fig. 2).

Cette languette, presque aussi longue que l'animal entier, lorsqu'elle est étendue, n'est nullement l'homologue de la trompe ou du mufle, qu'on trouve dans un grand nombre de Prosobranches, tels que les Nasses, les Murex ou les Tritons. Dans la trompe de ces animaux, la bouche est terminale lorsque l'appareil est évaginé et contient dans son intérieur la radula, le bulbe radulaire et ses muscles, les conduits des glandes salivaires, etc. Dans la languette du *Capulus* rien de semblable : la bouche s'ouvre à la base de cet organe curieux qui ne contient dans son intérieur aucune partie du tube digestif. On ne peut la considérer que comme étant une lèvre inférieure de la bouche très allongée.

Elle est d'ailleurs une formation tout à fait indépendante du pied auquel on pourrait être tenté de la rattacher. Elle représente, ainsi que je le prouverai par l'étude du système nerveux, la partie inférieure du mufle, mais non le mufle entier, une sorte de lèvre inférieure prodigieusement allongée, qui, sur les animaux contractés et conservés, en se contractant semble être le mufle de l'animal.

Je ne crois pas qu'on puisse considérer cette lèvre comme étant le mufle allongé — un mufle est la réunion de parties différentes — or ici il n'y a que la lèvre inférieure prolongée et creusée en gouttière.

Le pied présente également un organe spécial, d'apparence très particulière ; c'est une sorte de collerette froncée (fig. 2 et 5), située dans la partie supérieure de la sole pédieuse, qui rappelle, jusqu'à un certain point, la fraise dont on ornait les toilettes sous Henri II, et que les Pierrots des bals masqués ont remis en mode. Cet organe (fig. 2 et 8) est placé sur la face ventrale d'une lame terminant en haut le pied et qui, selon Bouvier[1], correspond au *propodium* très développé chez les Naticidés.

Il faut le désigner par le nom de *fraise* pour éviter la confusion que ferait naître le mot *collerette* que j'ai déjà appliqué à un organe tout à fait différent et nullement homologue, qu'on trouve représenté chez l'*Haliotis* où je l'ai particulièrement étudié.

La collerette de l'*Haliotis* est nettement, malgré les discussions qui ont eu lieu à son sujet, une portion du manteau qui entoure le pied.

La fraise du *Capulus*, tout à fait différente au point de vue de sa situation, de son origine et de ses rapports, est, ainsi que le prouvera l'étude du système nerveux, une dépendance du pied.

Ces particularités, présence d'une longue lèvre inférieure en gouttière, d'une fraise placée en avant de l'extrémité supérieure du pied partagé par une fente en deux lames appliquées l'une contre l'autre, mais non soudées, donne à la physionomie du Cabochon un caractère tout particulier et ne laisse pas que d'être utile pour la recherche des affinités zoologiques conduisant à la classification.

Dans les traités de conchyliologie, on place généralement le *Capulus* à côté des *Calyptræ* dont ils semblent cependant s'écarter par nombre de particularités organiques. On a également une tendance à les rapprocher des *Hipponix*, mais on ne connaît malheureusement que peu cette forme exotique. Les *Hipponix* vivent fixés sur les vieilles coquilles à l'aide d'un support piéreux.

[1] Loc. cit. p. 229.

Les *Capulus* paraissent avoir également une vie à peu près sédentaire. Une étude comparative de l'*Hipponix*, qui vit aux Antilles, et du *Capulus* serait assurément très profitable et donnerait des renseignements précieux.

M. Bouvier[1] a tenté de rapprocher ces deux types, mais les échantillons en mauvais état ne lui ont pas permis de pousser assez loin cette étude. Il est arrivé cependant à fournir quelques indications précieuses pour des recherches ultérieures. « Je n'ai pu, dit-il, étudier que très superficiellement un exemplaire non déterminé d'*Hipponix* qui se trouvait parmi un envoi d'animaux que M. Defferrière m'a adressé de la Nouvelle-Calédonie. Il était fixé sur une coquille et dépourvu de valve ventrale, sa valve dorsale patelliforme était échancrée en avant. Son muscle columellaire en fer à cheval se continuait inférieurement et sans transition avec le bord épais du pied également en fer à cheval. Le manteau est relié par dessus les bords internes du muscle columellaire ; il enveloppe le muscle et forme un bourrelet palléal. Le pied se comporte identiquement de la même façon sur la sole ventrale ; le fer à cheval inférieur réunit ses bords internes par une mince membrane pédieuse, il se prolonge aussi en dehors et forme un bourrelet pédieux qui ressemble complètement au bourrelet palléal. L'animal est donc pourvu d'un vrai pied disposé comme celui des Patelles et des Navicelles, mais ce pied est très mince dans sa région moyenne et se prolonge en un épipodium sur les bords. L'animal est pourvu d'un long mufle proboscidiforme comme les *Capulus*, mais la masse buccale assez forte est située à l'extrémité du mufle et non plus à sa base comme dans les *Capulus*, par conséquent la trompe, au lieu d'être acuminée en avant, sera renflée en massue. Les tentacules ont la même forme que ceux des *Capulus*, les yeux occupent la même place. Les différences essentielles sont tirées de la branchie ; elle est assez peu développée, arquée, et ses feuillets sont peu élevés, courts et un peu libres à leur extrémité supérieure ; la fausse branchie est filiforme et ondulée. Le

[1] Loc. cit. p. 230.

système nerveux était assez mal conservé, il m'a paru très franchement dyalineure. La languette sous-buccale est plus développée que dans les *Capulus*.

« L'identité presque absolue de deux familles ressort de la description précédente, et je n'ai pas même parlé des affinités très grandes que l'on peut établir entre les deux familles d'après la coquille. Par leur branchie peu développée et surtout par leur fausse branchie filiforme les *Hipponix* ont une organisation inférieure à celle des *Capulus*. Les deux familles doivent se rattacher à une même forme dont certains individus se seraient fixés, ce qui aurait arrêté leur développement morphologique et donné naissance aux Hipponycidés, les autres auraient conservé une existence plus libre et continué leur évolution, ce qui aurait donné naissance aux Capulidés.

« Quoi qu'il en soit de ces vues théoriques, je crois que le dernier mot n'est pas dit à ce sujet et que la question de la véritable place du *Capulus* dans la classification ne pourra être tranchée qu'après des recherches précises sur les formes qui paraissent offrir avec lui quelques affinités. »

Une seule observation sur cette citation — elle est relative au mufle. — On y trouve la confirmation de la différence des caractères, d'une lèvre et d'un mufle. « La masse buccale est située à l'extrémité du mufle dans l'*Hipponix* et non plus à la base comme dans le *Capulus*. »

Pour que la masse buccale, et par là je pense on doit entendre le bulbe lingual, soit placée dans l'extrémité du prolongement, il faut qu'elle soit dans son intérieur — dans ce cas c'est une trompe, elle n'existe pas chez le *Capulus*. — Cette phrase suffit pour la distinction de la lèvre, du mufle et de la trompe ; il y aurait dans ces conditions des organes non homologues, mais analogues, et les caractères seraient différents.

Il faut ajouter que la disposition semblable du muscle en fer à cheval ne prouve aucune affinité entre les genres. Ainsi la *Gadinia* a

un système nerveux et une organisation absolument différente, et cependant le muscle rattachant la sole pédieuse à la coquille est identique. Cela tient à la forme de la coquille.

IV

Chez les Mollusques et en particulier chez les Mollusques gastéropodes, il existe quatre centre nerveux autour desquels se groupent tous les autres ganglions secondaires qui sont le plus souvent des ganglions de renforcement et non des centres spéciaux (pl. I, fig. 4).

Ainsi que je l'ai fait observer dans plusieurs mémoires antérieurs[1], trois de ces centres, cérébroïde, stomato-gastrique et pédieux, sont constitués par deux ganglions pairs, symétriques et semblables, le quatrième centre, au contraire, est toujours formé le plus souvent d'un nombre impair, ce qui le rend asymétrique, et si le nombre est pair, ce qui se produit exceptionnellement, l'un des ganglions diffère des autres par le volume, et l'ensemble conserve par conséquent le caractère d'asymétrie[2].

Cette idée générale peut s'appliquer au *Capulus* au même titre qu'aux autres Gastéropodes, et nous retrouvons chez lui les quatre centres nerveux fort distincts que nous allons décrire plus loin.

Si les quatre centres sont toujours représentés chez les Gastéropodes, leur disposition varie dans les différents groupes, cela est surtout vrai pour le centre asymétrique où les ganglions sont unis entre eux par une commissure tantôt très courte, tantôt très longue.

J'ai reconnu depuis longtemps déjà que les différences nombreuses et très particulières qui se rapportent aux différentes sortes de rapprochement de ces amas ganglionnaires correspondent à des types secondaires bien distincts du groupe des Gastéropodes, et cela m'a

[1] Henri de Lacaze-Duthiers, *La classification des Gastéropodes basée sur les dispositions du système nerveux*. T. CVI, *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*. — Mars 1888.

[2] Ce quatrième centre a reçu plusieurs noms ; je l'avais longtemps désigné par l'épithète de *centre inférieur*.

C'est sous ce nom qu'il est distingué des autres centres dans le travail sur les Otocystes, datant de 1872.

amené à chercher dans le système nerveux les variations caractéristiques permettant de distinguer les subdivisions principales de ce groupe de Mollusques.

J'ai donc été amené à grouper les Gastéropodes au point de vue du système nerveux, en Astrepsineurés et Strepsineurés. Les Astrepsineurés comprenant les Notoneurés, les Gastroneurés et les Pleuroneurés. Les Strepsineurés se divisant en Aponotoneurés et en Epipodoneurés [1].

Le système nerveux du *Capulus* se rapporte au type des Strepsineurés aponotoneurés, c'est-à-dire à *centre asymétrique tordu*, mais ayant les deux premiers ganglions, appelés *pleureaux* ou *palléaux*, *non rapprochés des ganglions pédieux*. (Voir fig. 4. *Z d*, *Z g*).

Et la description la plus générale qu'on peut en donner est la suivante : les deux premiers ganglions du centre asymétrique sont très rapprochés des ganglions cérébroïdes reportés par conséquent du côté de la face dorsale et la commissure du centre asymétrique est tordue aussi son point de depart est-il rapproché de la face dorsale du corps. Tel est le schéma général du système nerveux du Cabochon, nous allons indiquer les diverses particularités qu'il présente.

A. — Centre cérébroïde

Les deux ganglions cérébroïdes sont très rapprochés et situés de part et d'autre de la ligne médiane dorsale, au-dessous du bulbe radulaire, si nous supposons l'animal étendu et placé la bouche en haut comme dans la fig. 3.

Par suite du rapprochement des ganglions cérébroïdes sur la ligne médiane (Pl. I, fig. 4), la commissure sus-œsophagienne est virtuelle [2]. La forme générale de chacun des ganglions est ovoïde,

[1] Je renvoie, pour les détails plus complets, à la note citée plus haut et au mémoire publié dans les *Archives de Zoologie : Les ganglions dits palléaux et le stomatogastrique de quelques Gastéropodes*, par H. de Lacaze-Duthiers. — *Archives de Zoologie exp.*, 3e série, t. VI, 1898.

[2] Virtuelle — il faut s'entendre. — Elle existe, des coupes la démontrent, mais elle est cachée par le rapprochement des deux ganglions.

l'extrémité la plus petite tournée en avant et en haut, la plus grosse dirigée obliquement en arrière et en bas (fig. 4).

Un connectif du stomato-gastrique se détache en haut et en avant de chacun des cérébroïdes. Lorsque l'animal est étendu comme dans les fig. 3 et 4, les ganglions cérébroïdes se continuent presque sans interruption en arrière et en dehors avec les deux premiers ganglions (*Z d*, *Z g*) du centre asymétrique, les connectifs cérébro-asymétriques étant extrêmement courts, ainsi qu'il a été indiqué dans la description générale du système nerveux.

Principaux nerfs.

Des ganglions cérébroïdes se détachent de chaque côté en partant de la ligne médiane :

Le gros nerf labial dorsal que l'on peut appeller frontal ou dorsal (*l d*).

Le gros nerf labial latéral, que l'on peut dénommer le grand labial latéral (*l g*) et qui parcourt la languette jusque à son extrémité (fig. 3 et 5).

Le tronc souvent commun qui donne le nerf tentaculaire et le nerf optique réunis dans leur partie proximale et nettement séparés dans leur portion distale (fig. 4 *o* et *t*).

En arrière de ce tronc commun, un nerf beaucoup plus grêle qui innerve la paroi du tentacule et la partie dorso-médiane de la tête (fig. 4 *r* et 5).

Enfin, entre le connectif cérébro-asymétrique et le connectif cérébro-pédieux, on peut mettre en évidence le nerf de l'otocyste (fig. 5) que j'ai décrit et figuré pour la première fois dans le mémoire que j'ai déjà rappelé sur la capsule auditive chez les Mollusque gastéropodes [1]. Cette fig. 5 est reproduite de mon travail sur les otocystes et complétée ici.

L'otolithe est relativement considérable ; ses couches concentriques sont faciles à reconnaître, et à son centre on voit un noyau, ayant

[1] Loc. cit., p. 127.

comme quatre angles, correspondant à des fissures ou lignes délicates qui rayonnent vers la périphérie. C'est fort au-dessous des ganglions pédieux qu'il faut chercher d'abord la poche, pour pouvoir suivre ensuite le nerf.

Pour trouver l'organe sur des échantillons conservés dans l'alcool ou la glycérine, il faut descendre bien au-dessous du centre antérieur, à peu près d'une distance au moins égale à celle qui sépare le cerveau du ganglion pédieux ; et comme c'est aussi à peu près à cette distance que se rencontrent les deuxièmes ganglions du centre inférieur, on doit donc enlever l'œsophage, les commissures croisées et leurs ganglions avant de chercher à préparer le nerf acoustique. Mais on doit enlever ces parties avec le plus grand soin parce que le nerf acoustique est fort grêle, et comme il se trouve ici très long, on le casse très facilement.

Si l'on prépare, avec beaucoup de précaution (fig. 7), les deux longs et grands nerfs pédieux médians inférieurs, on peut être assuré d'avoir respecté et les otocystes et les nerfs acoustiques qui sont en dehors d'eux ; et en s'écartant des nerfs à droite et à gauche, en évaluant à peu près la distance comme il vient d'être dit plus haut, on tombe sûrement sur les otocystes.

Les nerfs acoustiques remontent parallèlement un peu en dehors et en arrière des nerfs pédieux médians inférieurs jusqu'au ganglion pédieux ; après avoir dépassé celui-ci, ils se portent par une courbe brusque en dedans, croisent très près de lui le connectif antéro-inférieur et arrivent au cerveau en cheminant dans la partie externe de l'aire du triangle latéral déjà indiqué.

Je dois rappeler que les otocystes, qu'on est habitué à considérer comme étant fixés sur le dos des ganglions pédieux, sont parfois difficiles à reconnaître quand ils abandonnent cette position si fréquente et qui leur avait valu la fausse relation qui les rattachait au centre pédieux.

Une réaction chimique les fait toujours reconnaître sans un doute possible.

Il suffit de sacrifier un individu en le faisant macérer dans l'acide oxalique.

L'otolite est calcaire ; avec l'acide oxalique, il forme un oxalate de chaux d'un blanc éclatant qui fait immédiatement reconnaître le centre otocystique.

Je rappelle et conseille cette réaction qui m'a évité bien des pertes de temps dans mes recherches.

Depuis l'époque où les études purement morphologiques furent faites sur les otocystes, les opinions basées sur quelques expériences se sont un peu modifiées relativement aux fonction de ces organes.

Au moment où je publiai mon travail qui, du reste, n'a pas perdu sa raison d'être au point de vue morphologique, l'on croyait sans aucun doute que les *otolithes*, comme on les appelait alors, étaient des organes très rudimentaires de l'audition, et c'est en raison de cette opinion que je créai le mot *otocyste* (κύστις vessie et οὖς, ὀτὸς oreille), littéralement *vessie de l'oreille*, répondant à cette opinion, et réservant exclusivement le mot d'*otolithe* à la concrétion calcaire centrale.

Depuis lors on a recherché les fonctions des différentes parties de l'oreille interne des animaux supérieurs, on y a été conduit par des découvertes de maladies spéciales de l'oreille chez l'homme.

Sans remonter la filiation d'idées qui a conduit à une théorie nouvelle du rôle des *otocystes*. Je rappelle que l'on a recherché si certaines parties de l'appareil auditif des vertébrés ne fournissaient pas la notion de la direction du corps dans les mouvements variés des animaux, puis l'on est arrivé à la notion de la station.

M. Delage, mon savant collègue professeur à la Sorbonne, a fait de nombreuses expériences sur les otocystes qui sont plus facilement abordables chez les animaux inférieurs que les parties profondes de l'oreille interne des vertébrés.

Aux yeux de tous les naturalistes, la vésicule otolithique était la première ébauche de l'organe de l'audition. M. Delage s'est demandé si cet appareil ne serait pas le rudiment de la vésicule où viennent se rendre les extrémités des trois canaux semi-circulaires des vertébrés,

et dès lors ne seraient pas l'*organe de l'équilibration* à l'état rudimentaire et primitif.

Après une étude anatomique dans les différents groupes d'invertébrés où les otocystes sont bien développés, il a détruit ces prétendus organes de l'audition et il a vu les poulpes et les crustacés (Gebbies) perdre toute équilibration.

Un poulpe dont les vésicules auditives sont détruites, nage tantôt sur le côté, tantôt sur le dos, se renverse, lui qui, lorsqu'il est intact, s'élance et fuit en ligne droite comme une flèche.

M. Steiner a été rendu témoin de ces expériences que j'ai vu faire moi même dans mon laboratoire de Roscoff, elles ont été étendues, par MM. Verworn et Engelmann, à tous les animaux ayant des otocystes, aussi propose-t-on, en raison des nouvelles fonctions qu'on leur attribue, d'appeler aujourd'hui des *statocystes* ce que j'avais nommé *otocystes*.

B. Centre stomato-gastrique

Il y a peu des choses à dire des ganglions stomato-gastriques qui occupent leur position habituelle dans l'angle formé par l'œsophage et le bulbe radulaire (fig. 4, *Sg*).

Les deux ganglions, peu volumineux et réunis par une courte commissure, émettent des nerfs grêles, qui innervent la paroi du tube digestif, mais à cause de leur extrême ténuité, il ne m'a pas été facile de les suivre bien loin.

C. Centre pédieux

Les ganglions pédieux (fig. 4, 6 et 7) sont ici comme chez tous les Gastéropodes au nombre de deux, pairs et symétriques. Ils paraissent moins globuleux et moins condensés que les autres centres nerveux du *Capulus*. Leur extrémité inférieure se prolonge sous forme de deux gros nerfs d'apparence ganglionnaire, mais cet étirement des

ganglions pédieux est beaucoup moins prononcé que chez la Patelle, par exemple.

Principaux nerfs

Ces deux nerfs qui prolongent les ganglions pédieux vers la partie inférieure du corps (I, fig. 7) peuvent être désignés par cette expression *nerfs médians* ou *pédieux inférieurs*.

On peut distinguer également au milieu de fibres secondaires un tronc plus volumineux que j'appellerai le nerf *moyen pédieux* (II, fig. 7).

Tels sont les principaux nerfs de la région inférieure et latérale du pied, de celle qui correspond à la sole discoïde pouvant fermer la bouche de la coquille.

Les ganglions pédieux émettent encore par leurs bords supérieurs chacun un tronc volumineux (fig. 7, I), lesquels se ramifient en trois branches principales *I' I'' I'''*, qui innervent complètement la partie la plus antéro-supérieure du pied, celle qui est la plus rapprochée de la bouche.

Ce sont eux qui fournissent également les filets nerveux qui se ramifient dans la fraise (fig. 8 *a*). Ces derniers filets nerveux sont d'ailleurs très grêles et, d'après cela, la sensibilité de la fraise paraît moins puissante au point de vue du nervosisme que celle de la partie antéro-supérieure du pied.

C'est là un fait qui a une certaine valeur, car il indique que la fraise n'est pas, comme j'avais été d'abord tenté de le supposer, un organe spécial de la sensibilité. On dit en effet, ce que je n'ai point constaté, qu'elle sert à la fixation des capsules ovigères.

Il faut encore observer que l'extrémité libre et supérieure de la sole pédieuse offre une disposition qui doit être remarquée; les figures indiquent spécialement la condition particulière à laquelle il est fait allusion.

Entre la fraise et la lèvre inférieure prolongée en longue gouttière, on voit se détacher du disque pédieux, très épais, très contractile et

par conséquent très dur quand on le dissèque, une lame souple, qui s'élève en avant de la tête. Cette lame n'est pas simple, elle est double (fig. 8), une profonde fissure, perpendiculaire à son bord libre supérieur, la partage en deux lamelles qui s'avancent en restant rapprochées et ayant leurs bords tout droits et parallèles à l'axe vertical de l'animal.

Ces deux lames correspondent à cette limite ou bord supérieur du pied toujours fort sensible et qui offre souvent chez les différents types des conformations particulières.

Les nerfs pédieux supérieurs se partagent en deux branches après avoir, à la base d'insertion de la fraise, fourni les nerfs grêles de celle-ci. Ces deux branches vont innerver chacune des deux lames de l'extrémité libre supérieure du disque pédieux. Les fig. 6 et 8 ont pour but de montrer la richesse en rameaux nerveux de cette partie du pied ; on voit en les considérant quelle différence existe entre l'innervation de la fraise et celle des lames terminales du pied (fig. 8).

Pour en finir avec les nerfs des ganglions pédieux, il reste à signaler quelques filets qu'on n'étudie pas ordinairement d'une façon suffisamment complète. Ils sont difficiles à bien disséquer, leur origine est souvent obscure, et je désire appeler sur eux l'attention des anatomistes d'une facon toute particulière.

On sait combien est grande la valeur des indications que fournit la loi des connexions quand elle est appliquée à des cas précis où les erreurs peuvent se glisser par suite des transformations de la forme des organes, et lorsqu'il s'agit de distinguer les analogies et les homologies.

On peut citer comme exemple très remarquable la présence de deux tentacules, sortant de la coquille du Vermet et venant battre l'eau en avant de l'animal, comme le feraient de véritables tentacules céphaliques destinés à apprécier par les sensations tactiles les impressions que détermine le milieu ambiant.

En faisant la description du Vermet, j'avais, avant d'étudier

l'anatomie de l'animal, pris ces longs filaments pour de vrais tentacules, leur ressemblance avec ces organes étant absolue.

Mais je dus abandonner cette opinion, l'anatomie me prouvant que ces pseudo-tentacules étaient innervés par les ganglions pédieux[1].

Même chose est arrivée quand une étude sérieuse des otocystes a prouvé que les relations morphologiques de ces organes étaient constantes qu'ils étaient rattachés aux ganglions cérébroïdes.

N'en est-il pas de même aux yeux de ceux qui ne partagent pas mes opinions sur le centre asymétrique dont l'étude va suivre? N'invoquent-ils pas la relation constante existant entre le manteau et les ganglions dits *palléaux* ou *pleureaux*?

Voici une question importante à résoudre.

D'où naissent les nerfs du muscle columellaire et des parois du cou chez les Gastéropodes pris dans leur plus grande généralité?

Ces études morphologiques destinées à préciser la réponse à cette question méritent d'être généralisées, et alors on pourra déterminer les homologies des parties d'après leur innervation.

Sur de nombreux dessins faits d'après des préparations exécutées sur les Pulmonés, que j'ai nommés Gastroneurés, et sur celui de la fig. 7 du présent mémoire, on voit que les nerfs du *Cou*, ici ceux du gros *Muscle columellaire*, formant comme un fer à cheval, naissent de la partie dorsale et supérieure du ganglion pédieux, non loin de l'origine des connectifs unissant les ganglions *pedieux et pleureaux* (fig. 7, V, VI, VII).

L'étude des *nerfs cervicaux* et *columellaires* aurait besoin d'être faite comparativement dans des groupes éloignés et offrant les formes les plus différentes.

Il est bien évident que, dans l'espèce, le muscle en fer à cheval est l'homologue singulièrement transformé du muscle plus simple columellaire des Gastéropodes, dont le tortillon est enfermé dans des coquilles turbinées.

[1] Voir mon travail sur les Vermets.

D. — Centre asymétrique.

Parmi les zoologistes s'occupant de l'anatomie des Mollusques, il en est peu qui accepte la dénomination employée ici et qui de même reconnaisse à l'ensemble des ganglions que je désigne par ce nom une autonomie semblable à celle des centres cérébroïde et pédieux.

La plupart partage en deux entités différentes ces ganglions, admettant d'un côté que les deux premiers ganglions de la chaîne qui sont symétriques forment un centre désigné par le nom de *ganglions palléaux*, d'un autre côté, que les autres ganglions, le plus ordinairement trois, sont réunis sous les noms de *sous-intestinal*, *sur-intestinal* et enfin *viscéral*.

Le centre asymétrique étant composé ordinairement de cinq ganglions, pour désigner clairement chacun d'eux, les auteurs ont été amenés à les individualiser en quelque sorte sous des noms divers. On leur a constitué ainsi une sorte d'état-civil. L'avantage a été de les désigner clairement, l'inconvénient a été de leur créer une sorte de personnalité factice et de donner ainsi un semblant de raison à une conception fausse.

Cette dissociation des ganglions de la chaîne inférieure ou asymétrique ne me paraît pas admissible.

J'en ai donné longuement les raisons dans un travail[1] publié dans les *Archives*, 3e série, t. VI, 1898 : — il ne me paraît pas nécessaire de répéter ici tous les arguments à l'appui de mon opinion.

D'ailleurs, en y réfléchissant, on verra plus d'un zoologiste s'élevant contre l'idée de rapprochement des ganglions et admettant celle de la dissociation, y trouver une raison toujours valable — aux yeux de ceux qui ont peu étendu leurs études sur un même groupe — des vues théoriques et plus de facilité dans la description à cause de la plus grande simplicité dans la nomenclature des parties.

Ce centre a reçu toutes sortes de noms. Huxley, dans son *Essai*

[1] *Les ganglions dits palléaux et le stomato-gastrique de quelques Gastéropodes*, par H. de Lacaze-Duthiers. — *Archives de Zool. exp. et générale*, 3e série, t. VI, 1898.

de Morphologie des Mollusques, fut le premier à employer plusieurs mots pour le désigner.

Embarrassé comme tous les auteurs sur le choix du nom, je l'appelai longtemps *centre inférieur*, en ne tenant compte que de sa situation relative.

Plus tard, son asymétrie m'ayant paru coïncider avec le caractère du plus grand nombre des Gastéropodes, je le désignai par l'expression, qui est juste, de *centre asymétrique*, car, en fait, il est toujours asymétrique, quand bien même le nombre de ses masses ganglionnaires serait pair. La *non-symétrie* se traduit soit par des différences dans la situation, dans le volume, ou la forme de quelque ganglion. Ce fait est trop évident pour qu'il puisse être nié. Mais les partisans de la dissociation des éléments de ce centre n'attribuent la non-symétrie qu'aux ganglions médians de la chaîne et n'en séparent que les deux premiers plus ou moins voisins des centres pédieux et sus-œsophagiens, un de chaque côté et symétrique.

Dans le *Capulus*, le nombre six, pair, prouve bien que la non-symétrie peut être causée par la forme et la grandeur des ganglions plutôt que par le nombre.

En deux mots je rappellerai les raisons les plus importantes qui ne me permettent pas de partager ce centre unique en deux centres distincts secondaires.

1° Les ganglions *palléaux* ou *pleureaux*, d'après leur position et leurs rapports de ganglion à ganglion, doivent être considérés comme étant homologues dans tous les groupes de Gastéropodes.

Or, dans les Pulmonés que j'ai nommés les *Gastroneurés*, ces ganglions ne fournissent pas de nerfs, ils ne participent donc pas directement à l'innervation du manteau.

Donc, encore, au point de vue de l'innervation immédiate ou des fonctions, ils ne peuvent avoir aucune homologie avec les ganglions latéraux des pectinibranches.

A quoi sert alors de leur attribuer l'autonomie ?

2° Si, dans le plus grand nombre des cas, ces deux ganglions innervent le manteau, ils ne sont pas seuls à remplir cette fonction. Justement, chez les *Gastroneurés*, l'un des trois ganglions du milieu de la chaîne fournit des nerfs à l'enveloppe palléale.

3° Il est difficile de faire un centre spécial, formé par deux ganglions, très éloignés et séparés l'un de l'autre par des amas de corpuscules ganglionnaires, ayant des attributions toutes différentes.

Voit-on nettement dans la conception morphologique de la dissociation comment deux centres nerveux ayant les mêmes fonctions peuvent être très éloignés les uns des autres et séparés par d'autres centres ayant des attributions différentes ?

4° Dans l'Ancyle, on aura de la peine à faire la dissociation, le nombre des ganglions étant très réduit et la distinction difficile.

Il fut un temps où la dissociation des centres nerveux était en honneur parmi les anatomistes. Il me souvient qu'un jeune naturaliste avait trouvé dans mon laboratoire un renflement ganglionnaire sur le trajet du nerf tentaculaire d'un tout petit Gastéropode. Il avait cru avoir fait une grosse découverte — ne le croit-il pas encore ? C'était un ganglion de renforcement, rien de plus.

Déjà à cette époque je m'élevais contre la dissociation — on voulait trouver des centres spéciaux et distincts pour tous les organes et pour toutes les différentes fonctions.

Tous ces ganglions surajoutés dépendent d'un même centre et c'est en les rassemblant et les coordonnant autour de quelques noyaux principaux qui restent constants qu'on peut logiquement reconnaître la vraie constitution du système nerveux des Mollusques.

Il n'est pas d'animal plus intéressant à étudier, à ce point de vue, que la *Tethys leporine* dont on a beaucoup parlé dans les études générales, sans avoir assez remarqué combien les ganglions de son *centre asymétrique* sont dissociés. Tous ses éléments sont pour ainsi dire éparpillés dans son organisme et c'est avec peine que les

malacologistes, l'ayant disséquée, sont arrivés à retrouver l'un des colliers œsophagiens qui est formé par la grande commissure du centre asymétrique. Peut-être un jour reviendrai-je sur le système nerveux de cet animal si particulier, dont l'organisation prête aux interprétations les plus diverses.

Quoi qu'il en soit, c'est dans l'étude du centre asymétrique que l'on trouve les preuves les plus importantes, les plus démonstratives de son unité même, car il affecte les formes les plus variées, quant au nombre, à la disposition de ces masses secondaires qui sont échelonnées en chapelet dans les Pectinibranches et rapprochées en un amas difficile à débrouiller chez les Pulmonés que j'ai nommés les *Gastroneurés*.

Pour bien faire saisir ma pensée, j'emploierai une comparaison :

Nul ne songe à contester que les ganglions cérébroïdes ne constituent, dans leur ensemble, un centre nerveux unique et autonome. Cependant, ils émettent des nerfs qui se rendent à des parties très différentes : lèvres, œil, tentacule, Statocyste ou Otocystes, etc.

Chez certains Pulmonés, on observe même dans chacun des ganglions cérébroïdes une différenciation dans les diverses parties du ganglion correspondant à ces différentes sortes de nerfs. L'Académie des Sciences, dans la séance de la distribution des prix pour l'année 1900, vient de couronner un travail de M. de Napias qui a démontré par des coupes et des données histologiques la distinction que j'avais établie entre quelques régions spéciales des ganglions cérébroïdes des Pulmonés[1].

[1] « Une partie du Prix Lallemand est attribuée au docteur de Nabias pour ses recherches sur le système nerveux des *pulmonés aquatiques*.

« Dans ses divers travaux, M. de Nabias s'est proposé de rechercher si le cerveau des Gastéropodes pulmonés est divisé en régions distinctes, comme le signale M. de Lacaze-Duthiers, ou si, au contraire, c'est un organe indifférent comme l'a soutenu depuis Böhming. Les délicates recherches histologiques de M. de Nabias, appuyées sur d'excellentes photographies microscopiques, donnent pleinement raison à notre confrère dont les recherches s'étaient cependant bornées à un examen à la loupe du système nerveux des animaux qui nous occupent. (Page 1092 du C. R. de l'Académie des Sciences, vol. CXXXI du 19 décembre 1900). »

Peut-être, si l'on eût examiné le travail auquel il est fait allusion, y aurait-on trouvé autre chose que des examens à la loupe, puisqu'il renferme l'histologie d'un organe spécial nouveau.

C'est là une confirmation de la valeur des travaux d'anatomie fine, qu'on abandonne peut-être un peu trop aujourd'hui.

Donc, le centre cérébroïde n'en reste pas moins autonome, quoique certaines de ses parties tendent à se spécialiser en quelques points pour une innervation déterminée.

Supposons par la pensée que cette dissociation à peine ébauchée se prononce davantage et que chacun des ganglions cérébroïdes se partage en un certain nombre de ganglions qui restent unis entre eux. Cette dissociation ne changera rien à la conception que nous nous faisons du centre cérébroïde, et *l'ensemble de ces ganglions constituerait pour nous le centre cérébroïde tout entier.*

Ce qui ne se réalise jamais chez les Mollusques pour le centre cérébroïde se réalise au contraire pour le centre asymétrique.

Chez un Gastroneuré, tel que l'Escargot, les Limaces, par exemple, les cinq ganglions du centre asymétrique se trouvent si intimement rapprochés que la commissure qui les unit est, en quelque sorte, virtuelle, et qu'une coupe est nécessaire pour les voir, les cellules nerveuses forment des amas rapprochés en ligne continue, si bien qu'il est des descriptions pour le Limaçon dans lesquelles on n'indique pas la présence des cinq ganglions, lesquels cinq ganglions ne peuvent pourtant faire aucun doute, comme tous mes dessins le démontrent.

Chez les Gastéropodes *Pleuroneurés* ou *Aponotoneurés* les ganglions sont écartés mais unis par une longue commissure qui peut être tordue ou non tordue ; cela n'empêche pas que, dans un cas comme dans l'autre, l'ensemble constitue un seul centre, le centre asymétrique, et je soutiens qu'on n'a pas plus le droit de les considérer comme constituant plusieurs centres que de considérer les ganglions cérébroïdes comme composés de centres divers, dans l'hypothèse énoncée plus haut.

Après ces quelques observations nécessaires, arrivons maintenant à l'étude de ce centre asymétrique chez le *Capulus*.

Ainsi que l'indique clairement la fig. 3, le centre asymétrique se

composé de 6 ganglions : 5 ganglions typiques et 1 petit ganglion de renforcement en *Z'*, dans le voisinage du ganglion *Z* (ganglion intestinal).

Les deux premiers ganglions, ceux que je désigne par *Zd* et *Zg* (ganglions pleureaux ou palléaux), et que je préfère appeler *latéraux* pour les raisons que j'ai développées dans un mémoire précédent[1], sont situés immédiatement en arrière des ganglions cérébroïdes et reportés par conséquent très en arrière par rapport au tube digestif.

La branche de la commissure croisée qui part du *Zg* (branche sous-intestinale) pour aller rejoindre le ganglion *Zg'* plonge profondément vers la face ventrale pour passer au-dessous du tube digestif et le contourner. La branche de la commissure croisée qui part de *Zd* pour rejoindre le ganglion *Zd'* (branche sus-intestinale) reste au contraire dorsale dans toute son étendue comme le montre la fig. 3. A travers chacun des ganglions *Zd'* et *Zg'* (ganglions sus- et sous-intestinal), la commissure croisée poursuit son chemin pour aboutir au ganglion Z (ganglion viscéral), le cinquième ganglion du groupe asymétrique, mais la partie de cette commissure qui va de *Zg'* à *Z* se renforce sur son chemin d'un petit ganglion *Z'*, fig. 3, qui ne paraît avoir qu'une importance secondaire.

Telle est la disposition des ganglions du centre asymétrique, il est très intéressant de noter avec soin les nerfs qui en partent.

Du ganglion *Zg* part, indépendamment du connectif cérébro-asymétrique, cérébro-pédieux et de la commissure viscérale, qui s'enfonce sous le tube digestif, un gros nerf palléal qui se dirige à gauche vers l'un des sommets (fig. 3, *p g*) du muscle en fer à cheval, traverse les téguments de la nuque. On voit très-bien l'origine de ce nerf dans la fig. 3, et on peut le suivre jusqu'à sa terminaison, fig. 1. Après avoir traversé la nuque, il se trouve dans le plancher de la cavité respiratoire et se rapproche beaucoup d'un autre nerf que nous décrirons plus loin et qui innerve la fausse branchie. Il m'a

[1] Loc. cit.

semblé à plusieurs reprises apercevoir une communication entre ces deux nerfs, mais je n'ai pu disséquer ce mince filet nerveux avec assez de certitude pour affirmer. Le nerf issu de *Zg'* poursuit son trajet en fournissant de nombreuses branches au pourtour du manteau, tout autour de la partie gauche du muscle en fer à cheval (fig. 4, *p g*).

Du ganglion *Zd'* part également un gros nerf symétrique à celui que nous venons de décrire, mais ce nerf, avant de se ramifier dans le manteau, est uni par une grosse anastomose très visible dans les fig. 3 et 4 au ganglion *Zg*, établissant ainsi une communication directe entre les deux ganglions *Zd'* et *Zg'* et sur lequel M. Bouvier a particulièrement insisté, en faisant remarquer que si le système nerveux du *Capulus* est dyalineure, la présence de cette anastomose relativement très courte en fait cependant un terme de passage entre le système nerveux dyalineure et zygoneure à droite.

Du ganglion *Zd'* part le gros nerf que nous avons signalé tout à l'heure et qui innerve richement la fausse branchie comme le montre la fig. 3 (*F*).

Du ganglion *Zd'* part également, outre l'anastomose signalée précédemment et les deux branches de la commissure croisée un nerf grêle qui ne tarde pas à se perdre à droite dans le plancher de la cavité respiratoire sous la forme d'un mince filet.

Enfin du ganglion *Z*, outre les deux branches de la commissure croisée, l'une venant de *Zd'* et l'autre du ganglion accessoire *Z'*, partent deux nerfs, dont l'un fournit les branches au péricarde et à l'orifice de l'organe de Bojannes et l'autre très grêle innerve la masse hépatique et fournit probablement des branches à la glande génitale. Ces nerfs fort délicats sont difficiles à suivre.

Une remarque semble ici nécessaire. On a lu plusieurs fois le mot de *fausse branchie*, appliqué à cet organe nerveux allongé, toujours parallèle à l'axe de la branchie et qui, dans les Pourpres, les Murex, les Lamellaires, etc., etc., se garnit de chaque côté de son axe

central de feuillets perpendiculaires à sa direction, lui donnant l'apparence d'une branchie toujours plus petite que la vraie branchie et qui a été considérée par quelques auteurs comme *seconde* branchie.

Dans le Cyclostome et le Vermet, j'avais trouvé cet organe réduit à un simple cordon sans feuillets latéraux, et cette observation, ajoutée à ce fait que toujours un gros nerf venait se rendre à cet organe, m'avait conduit à penser (Travail sur le Vermet. *Ann. des Sc. nat.*, 4e série, vol. XIII, page 259, pl. IV, fig. 6 *i*) que cette production nerveuse non signalée encore offrait un véritable intérêt, qu'elle méritait d'être étudiée.

Ce fut même cette disposition en un simple cordon qui me fit plus tard lui donner le nom de *fausse branchie*, car en me posant pour le Vermet ces questions : « Qu'est ce cordon ? est-ce un ganglion nerveux longitudinal ? est-ce une seconde branchie ? » Je répondais : « La seconde question paraît inutile et même absurde dans ce cas. » (p. 259.)

Arriva plus tard la découverte de l'organe spécial des Lymnées ou Pulmonés aquatiques, dont l'histoire fut publiée en 1872 dans le premier volume de mes archives (p. 483).

La priorité de cette découverte n'a jamais été contestée, bien que dans quelques thèses ou ouvrages de malacologie on ait reproduit des dessins faits d'après des coupes destinées à trouver peut-être en faute les publications de 1872, alors qu'elles n'en ont été que la confirmation de mes travaux.

On a nommé cet organe l'*osphradium*, ou organe de l'olfaction.

La détermination de la fonction n'est basée sur aucune expérience. En publiant le travail de 1872, je n'avais pas osé, le mot est juste, me prononcer sur la nature de cette fonction. Je disais, page 492, ce qu'il est possible de répéter aujourd'hui. « En considérant cet organe, nous trouvons toutes les conditions propres à la sensibilité spéciale ; reste à connaître et à déterminer la nature des impressions et des corps qui font naître ces impressions. Je dois avouer que, pour moi, la question est loin d'être résolue.

« Y a-t-il une relation entre cet organe d'innervation spéciale et la respiration ?

« Sa position remarquable au voisinage de l'entrée de la poche respiratoire ne permet guère d'en douter.....

« ... Peut-être un jour la physiologie expérimentale nous apprendra à connaître la nature des impressions perçues par ces organes spéciaux. Mais, pour le moment, il n'est possible que de faire des suppositions. Les expériences manquent complètement. »

Est-ce que ces paroles sont déplacées dans un travail publié en 1901, après bientôt trente ans ?

Qu'on lise les traités de malacologie où tout est indiqué comme positivement connu, et l'on sera frappé certainement du peu de fixité de la position assignée à l'organe de l'olfaction. L'*osphradium* est placé un peu partout, surtout quand il n'est pas constitué d'une façon nette et précise. Les expériences précises manquent toujours.

Il faut avouer du moins que, s'il est ordinairement placé dans le voisinage des organes de la respiration, il n'est pas éloigné de l'anus, et que c'est là une singulière position pour un organe destiné à apprécier les odeurs.

Lors de la publication de 1872, j'avais déjà indiqué, par le nom de *fausse branchie*, combien il importait dans une détermination des fonctions des organes de ne pas s'en laisser imposer par la forme ; mais aussi je restais sur la plus grande réserve au point de vue de la détermination du rôle de la fausse branchie, lui reconnaissant simplement les dispositions nécessaires pour en faire un organe de nervosisme spécialisé.

J'allais même plus loin, ce qui n'a pas été ou compris, ou remarqué à dessein, et *j'avais établi la parfaite homologie entre l'organe spécial des Pulmonés aquatiques et l'organe spécial si évident chez les Prosobranches pectinibranches*. Une citation est même ici indispensable à propos du voisinage de l'organe et de l'orifice respiratoire (p. 139). J'ajoutais : « D'un autre côté, dans un travail prochainement publié sur les organes de la respiration branchiale des Gasté-

ropodes appelés pectinibranches et même dans quelques-uns ayant une respiration pulmonaire comme le Cyclostome, mais ayant en même temps une organisation dont le plan rappelle le type des Gastéropodes pectinibranches, je montrerai qu'on trouve toujours un organe essentiellement spécial et nerveux qui me paraît être absolument homologue, mais sous une autre forme de l'organe qui vient d'être décrit. »

Peut-être eût-il été juste de reconnaître que l'homologie des deux organes avait été indiquée, et qu'à mon avis, il y avait identité entre la *fausse branchie* et l'organe des Physes, des Lymnées et des Planerbes. N'avais-je pas raison de dire en commençant que, pour bien des raisons, des recherches terminées n'avaient pas été publiées? et je puis aujourd'hui ajouter : c'est un tort !

V

Après ces descriptions, revenons en terminant sur l'historique du système nerveux du *Capulus*.

La fig. 4 de la planche qui accompagne le présent travail ressemble à beaucoup d'égards à la fig. 35 de la pl. VIII, t. III de la 7e série des *Annales des Sciences naturelles*, thèse de M. Bouvier. — Cette figure de mon savant collègue, très exacte, est moins complète que celle que je publie. L'auteur lui-même indique que les ganglions pédieux y manquent : l'anse de la grande commissure asymétrique ne s'y trouve pas non plus.

La figure que je donne ici fut faite en 1858. N'ayant pas été publiée elle n'a pas de droit à la priorité, c'est évident ; mais la description générale du système nerveux du *Capulus*, comme la figure publiée en 1872 et que je répète plus complète (fig. 5 du présent travail) qui avait été aussi faite en 1858 me permettent de rappeler que j'avais en grande partie vu ce qu'était le système nerveux du *Capulus* bien avant la soutenance de la thèse de mon savant collègue, précédée elle-même par le grand travail de H. v. Ihering.

Thèse remarquable, qui ressemble peu à celles qu'on présente trop souvent et qu'on admet trop facilement aujourd'hui, thèse que j'ai eu le grand plaisir d'accepter et d'argumenter comme examinateur, ce qui me procura l'extrême satisfaction de faire applaudir par un auditoire nombreux le futur professeur du Muséum.

Jadis les thèses du doctorat ès sciences soutenues en Sorbonne étaient des titres scientifiques qu'on pouvait présenter à l'appui d'une candidature académique. Le travail du professeur Bouvier est du nombre de ces titres les plus sérieux : il n'est pas semblable aux thèses actuelles. C'est un volume, c'est un ouvrage considérable, et le lecteur peut comprendre tout le plaisir que peut avoir un examinateur à se rappeler le succès des argumentations qui, pour la soutenance de bonnes et remarquables thèses, ne peuvent avoir d'autre but que de faire briller les candidats.

Il me sera bien permis de rappeler aussi ce que j'avais dit de ce système nerveux en 1872 dans le mémoire des otocystes.

On a lu en commençant la phrase relative au travail que je me proposais de publier. A propos de la description de l'otocyste, je résumais les principaux traits de la disposition du système nerveux du *Capulus*.

Voici la suite du passage de ce mémoire que je rappelle :

« Son système nerveux (du Cabochon) central est constitué sur le plan général de celui du Cyclostome, mais avec des différences de détail qui n'offrent ici qu'un intérêt secondaire.

« Les ganglions cérébroïdes, les ganglions pédieux et les deux premiers ganglions inférieurs ou du groupe moyen (lire asymétrique) sont relativement fort rapprochés et forment un anneau étroit au milieu duquel est un passage juste suffisant pour l'œsophage.

« La commissure unissant les divers ganglions inférieurs entre eux est ici aussi longue que dans les Cyclostomes, et l'on trouve la même torsion, les mêmes petits ganglions secondaires au côté gauche là où est le cœur. Ce qui diffère, c'est la grandeur des anastomoses qui toujours unissent les nerfs nés des premières et

deuxièmes masses nerveuses, dans le voisinage de l'entrecroisement par torsion qui fait passer la partie droite de l'anse à gauche et en arrière.

« Comme d'ailleurs les deuxièmes ganglions du groupe inférieur sont eux aussi assez voisins du collier œsophagien, il s'ensuit que dans la tête du Cabochon, on croit d'abord trouver un plus grand nombre de connectifs, de nerfs et de ganglions que d'habitude.

« Mais si l'on a bien présente à l'esprit la disposition du Cyclostome, il est facile, par un simple raccourcissement, de s'expliquer les différences qui ne sont qu'apparentes.

« J'ai fourni également dans ce travail[1] une figure représentant une vue latérale du système nerveux[2]. »

Voici maintenant les descriptions de M. Bouvier (Loc. cit., p. 229).

Capulidés (fig. 35).

« Les ganglions cérébroïdes (C) sont *ovoïdes* et unis à leur extrémité postérieure par une très courte et très large commissure ; ils donnent naissance aux nerfs du long mufle et aux nerfs tentaculaires et optiques ; les connectifs buccaux se rendent directement aux ganglions buccaux (B), en formant un petit coude comme ceux des Natices et des Cyprées. Les ganglions palléaux (*Cg*, *Cd*) se séparent des ganglions cérébroïdes par d'assez profonds étranglements. Les ganglions pédieux se rattachent par de longs connectifs aux ganglions cérébroïdes et palléaux ; le connectif latéral postérieur est plus gros que l'antérieur. Les ganglions pédieux sont un peu plus en arrière que les centres supérieurs et en relation étroite par leur bord interne et postérieur. Entre autres nerfs, ils donnent naissance aux nerfs de la languette sous-buccale, qui correspond au *propodium*, très développé chez les Naticidés.

« Du ganglion palléal droit se détache la branche sur-intestinale de la commissure viscérale qui forme, à une faible distance du ganglion

[1] Loc. cit. pl. IV, fig. 14.
[2] Loc. cit. p. 127.

palléal gauche, le ganglion sur-intestinal (*Sp*) puis se continue en arrière pour former au fond de la cavité palléale, à droite du tube digestif, le ganglion viscéral. La branche sous-intestinale de la même commissure se détache du ganglion palléal gauche et forme le ganglion sous-intestinal (*Sb*) en arrière du ganglion palléal droit; elle va se terminer ensuite dans le ganglion viscéral.

« La zygoneurie gauche n'existe pas, et le nerf palléal gauche (*m*), issu du ganglion palléal gauche, s'anastomose avec le nerf branchial issu du ganglion sus-intestinal, avant d'arriver au manteau. Il n'y a pas de zygoneurie à droite, mais le nerf palléal antérieur (*s*), issu du ganglion palléal droit, s'anastomose directement avec le nerf palléal postérieur issu du ganglion sus-intestinal. Ainsi, les *Capulus* sont chiatoneures et dyalyneures, mais leur anastomose palléale droite est très courte, voisine de la zygoneurie, car elle se fait au voisinage du ganglion sus-intestinal. »

Le dessin du système nerveux du *Capulus* n'est pas complet. L'auteur en avertit lui-même. Mais, d'après la description, il n'est question que du ganglion viscéral — il ne devait y en avoir qu'un. Sur tous mes dessins je trouve deux ganglions au fond de la courbe de la commissure dans le point où elle s'approche du rein, du cœur, vers la partie la plus profonde de la cavité branchiale à gauche.

Ces deux ganglions sont fort petits, et les rameaux nerveux qui s'en échappent sont très grêles.

A part les expressions de la nomenclature et les idées théoriques sur la zygoneurie, il n'y a pas, on peut le voir, une grande différence entre les deux descriptions qu'on vient de lire. Ce qu'il importait surtout de montrer, c'était l'entrecroisement, la formation de l'X par la grande commissure chez le *Capulus* : or, la comparaison faite en 1872 avec le type du système nerveux du Cyclostome ne peut laisser de doute sur l'indication de ce caractère important. A cette époque je l'avais donc indiquée.

Mais il est un autre auteur qui a publié un dessin du système nerveux du *Capulus*. C'est Hermann v. Ihering.

On sait combien fit de bruit dans le monde malacologique l'apparition du grand ouvrage de l'auteur allemand. Les planches à grand format, exécutées avec le plus grand soin, démontraient à elles seules quel prix H. v. Ihering[1] attachait à sa publication.

Mon travail sur les Otocystes ne l'avaient certainement pas convaincu de la valeur de mes recherches, puisqu'il dit quelque part que je me trompe. D'après ses dissections, il a conclu que le *Capulus* était un type orthoneure et que je m'étais trompé dans ma description. Il avait tort, car Bela-Haller[2] que l'on ne saurait accuser de favoritisme envers mes travaux, a constaté l'exactitude de mes observations, et M. Bouvier[3], dans l'important travail que je viens de citer, a publié ce qui suit :

« M. de Lacaze-Duthiers donne avec raison au *Capulus* un système nerveux chiastoneure analogue à celui du Cyclostome : dans la figure, la languette sous-buccale est innervée par les ganglions pédieux (64). Ihering (80) a aperçu et bien dessiné l'anastomose palléale droite si voisine de la zygoneurie dans le *Capulus*. C'est précisément la découverte de cette anastomose qui l'a fait ranger le *Capulus* parmi les Orthoneures. Dès lors Ihering a pris le ganglion branchial pour un ganglion sur-intestinal. Mais les ganglions branchiaux, siphonaux et supra-intestinaux de Ihering sont une seule et même formation qui est indiquée dans toutes mes descriptions sous le nom de ganglion sus-intestinal. M. de Lacaze-Duthiers ne s'est donc pas trompé, au contraire : seulement il a disséqué complètement la commissure viscérale croisée que Ihering n'a pas suivie sur toute sa longueur. » Je crois qu'il n'y a rien à ajouter à ces lignes empruntées à mon savant collègue : la réfutation de l'erreur de Ihering ne pouvant être présentée plus nettement, plus magistralement.

[1] Von Ihering, *Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken*. — Leipzig, 1877.

[2] Bela-Haller, *Untersuchungen über Marine-Rhipidoglossen. Morpholog. Jahrb.*, t. IX, 1884.

[3] T.-L. Bouvier, *Système nerveux, morphologie générale et classification des Gasteropodes prosobranches*. — Masson, 1887, Paris.

La fig. 29 de la pl. VII du grand ouvrage de H. v. Ihering donne une idée bien fausse du système nerveux central du *Pileopsis*. — Il est impossible quand on parcourt les planches de ce grand travail de ne pas être frappé de la façon dont les dessins ont été exécutés, malgré le luxe incontestable de la publication. — Certainement beaucoup sont presque fantaisistes, et les erreurs sont nombreuses. Dans cette même pl. VII à côté de la figure qui est censée représenter la disposition des ganglions, on voit la figure du système nerveux du Cyclostome où les *otocystes sont implantés tout au haut des ganglions pédieux;* — incontestablement cette figure a été inspirée par celle de Claparède qui avait fait à cet égard une grossière erreur relevée dans mon mémoire sur les otocystes.

Quand on a pris la peine de disséquer le nerf acoustique du Cyclostome depuis l'otocyste jusqu'au cerveau et que l'on retrouve, en 1877, de pareilles erreurs dessinées avec figures à l'appui, on est bien en droit de tenir peu de compte des accusations d'erreurs portées par un auteur qui, pour beaucoup de figures d'un ouvrage aussi important, semble avoir vraiment improvisé des dessins sans faire les dissections qui auraient dû les lui inspirer.

Tels sont les travaux qui ont été publiés sur le Cabochon. La science se fait peu à peu. Les divers matériaux que chacun apporte finissent par être mis en œuvre, et les esprits généralisateurs s'emparant des moindres résultats s'en servent pour l'édification des monuments. — Puissent ces quelques pages servir, en venant confirmer de bons travaux, à éloigner ceux qui ne sont basés que sur des erreurs et des fausses interprétations ou des lois hypothétiques.

VI

En terminant je voudrais par un mot indiquer un sujet qui sera plus tard savamment traité.

Dans les eaux douces, on trouve un Gastéropode dont la coquille rappelle à tous égards celle du *Capulus*. — C'est un Cabachon fort

petit, mais la taille ne fait rien à la chose. L'Ancyle dont j'ai étudié longuement l'anatomie et l'évolution, mais dont je n'ai publié qu'une partie de son histoire bien intéressante, offre des traits de ressemblance externe avec le Cabochon. — Ils sont nombreux les types qui, dans les Gastéropodes, affectent cette forme extérieure qu'on peut appeler *Capuloïde* ou *Patelloïde*.

Au premier coup de scalpel, la dissection démontre des différences profondes, et les erreurs de classification d'après la forme extérieure apparaissent sans nul doute.

En opposant en ce moment le *Capulus* et l'*Ancylus* c'est opposer des extrêmes qu'un très faible lien peut seul faire rapprocher. Il ne peut être question un seul instant d'une comparaison entre ces deux types si différents à tant d'égards. Ce n'est donc pas dans ce but que cette observation est faite. — Que peut bien nous indiquer et nous faire connaître l'étude seule de la coquille si l'étude de l'animal n'a précédé celle de son enveloppe, si l'on n'a retrouvé dans les rapports du moulage et de l'objet qui a servi à le faire des relations qui permettent de les rapporter l'un à l'autre quand l'on n'a que l'une des deux choses.

Une étude générale et comparative de tous les types capuloïdes s'impose et devra être publiée.

EXPLICATION DES FIGURES DE LA PLANCHE I.

Sur le Cabochon

Fig. 1. Vu par le dos, hors de la coquille. *B r*, branchie; *f.* foie; *g*, organes de la reproduction; *r*, rein-nephridie; *m c*, muscle columellaire; *m*, manteau; *p d*, grand nerf palléal droit; *p g*, grand nerf palléal gauche, Cabochon double de grandeur.

2. Tête et première partie du pied, vues de face. *l*, la longue lèvre inférieure à moitié contractée; *P*, partie supérieure du pied; *F*, sa fraise; *P r*, extrémité supérieure du pied, bifide; *I*, nerf pédieux supérieur.

3. Un Cabochon dont le manteau est ouvert et les lambeaux rejetés à droite et à gauche. *l*, la lèvre inférieure; *l g*, le grand nerf labial; *l d*, le nerf labial dorsal; *p d*, nerf palléal droit; *p g*, nerf palléal gauche (on voit la distribution de ces deux nerfs dans la fig. 1), et l'œil, sur le tubercule oculifère du tentacule; *F*, fausse branchie; *C*, cœur; *o r*, orifice renal; *Z*, *Z'*, les deux ganglions du fond de la cavité branchiale placées sur la courbe de l'arc tordu que forme la commissure asymétrique; *Zd*, *Zg*, *Zd'*, *Z g'*, comme dans la figure 4.

4. Le collier œsophagien complet. *V*, cerveau; *Y*, ganglion pédieux; *Z d*, *Z g*, ganglions latéraux du centre asymétrique droit et gauche; *Z d'*, *Z g'* les deuxièmes ganglions dits sus et sous intestinaux; *Z*, le cinquième ganglion du centre asymétrique ordinairement impair; *Z'* un ganglion de renforcement supplémentaire qui porte le nombre total à six; *S g*, stomato-gastrique; *l q*, grand nerf labial; *t*, tentaculaire; *o*, oculaire; *fr*, frontal.

5. Tête de Cabochon vue de profil, répétée et complétée du mémoire sur les otocystes. On y voit de plus le nerf frontal; l'origine des différents nerfs de la tête. Les nerfs pédieux *I*, *II*, *III*.

6. Figure destinée à montrer les nerfs pédieux, *I* supérieur et sa distribution au lobe supérieur du pied; *II*, moyen; *III*, inférieur.

7. Cette figure a pour but surtout de montrer les nerfs columellaires et cervicaux, *IV*, *V* et *VI*.

8. Coupe de profil de la grande lèvre *l*; le nerf pédieux *I* allant à la fraise *F* et à l'extrémité supérieure bifide du *p p*; branche de la fraise, *a*; *b b'*, branches des deux lobes allant au haut le pied.

LE PARASITISME ÉVOLUTIF DES MONSTRILLIDES

(CRUSTACÉS COPÉPODES)

PAR

A. MALAQUIN,
Maître de Conférences à l'Université de Lille.

AVANT PROPOS

C'est en étudiant la reproduction sexuelle et asexuelle des Annélides qui appartiennent aux deux sous-genres si voisins *Salmacyna* et *Filograna* que je fus amené à étudier les Monstrillides dont ils sont les hôtes. Pour observer leurs larves, j'isolai les colonies de ces petits Serpuliens dans des bacs contenant une eau soigneusement filtrée. Le lendemain, ou même quelques heures après, les trochosphères, de couleur rouge vermillon, sortaient en abondance et venaient nager à la surface en formant un petit nuage vers la partie la plus éclairée du récipient.

Or, un jour que j'avais placé des touffes de *Salmacyna Dysteri*, Huxley, dans les conditions que je viens d'indiquer et avec une eau aussi pure que possible, je trouvais, au lieu des trochosphères de Salmacyne, une nuée de Copépodes composée de femelles de couleur verte, plus grandes du double que les mâles, élancés et plus agiles que leurs compagnes. Ces crustacés présentaient ce caractère aberrant de n'avoir qu'une seule paire d'appendices : les antennes antérieures, au lieu des cinq paires d'appendices céphaliques des Copépodes ; je ne tardais pas, de plus, à observer l'absence du tube digestif chez ces

nouveaux et singuliers habitants dont je ne m'expliquai pas la venue inopinée.

Quelques observations faites antérieurement me permirent assez rapidement de rattacher l'effet à la cause ; les Copépodes que j'observais nageant librement dans mes bacs, provenaient de l'intérieur des Salmacynes où ils vivent en parasites. Au lieu d'assister à une éclosion prévue de larves trochosphères, j'assistais à une véritable éclosion de Monstrillides, dont on ne connaissait pas à cette époque la vie antérieure de parasitisme ; l'absence presque complète de trochosphères s'expliquait parce que les Serpuliens infestés sont privés de leurs organes génitaux, sous l'influence de la castration parasitaire occasionnée par la présence des Monstrillides.

J'abandonnai mes observations sur les Salmacynes et les Filogranes pour étudier succinctement, je le pensais ainsi du moins, les parasites qu'elles hébergent, et dont le matériel s'offrait à moi d'une façon si inattendue et même si inopportune. Mes nouvelles recherches sollicitèrent peu à peu tout mon intérêt au détriment des anciennes et elles se prolongèrent plus que je ne l'avais prévu. C'est ainsi qu'un mémoire sur l'évolution des Monstrillides s'est substitué à un mémoire sur la reproduction sexuelle et asexuelle des Salmacynes et des Filogranes, par suite du fait que ces crustacés parasites se substituent aux organes de la reproduction de ces Annélides.

PREMIÈRE PARTIE

LA FORME ADULTE LIBRE ET PÉLAGIQUE

I. INTRODUCTION

Les Monstrillides sont à l'état adulte des Copépodes marins libres, nageant très rapidement, particulièrement les mâles, dont la locomotion dépasse en vitesse celle des meilleurs nageurs de ce groupe. On ne les a rencontrés jusqu'à ces dernières années que pendant cette phase de leur existence et les auteurs qui les ont étudiés en ont

fait, les uns, un groupe rattaché à une famille comme les *Coryceïdes*, d'autres les ont considérés comme une famille autonome apparentée soit à des Copépodes semi-parasites ou même parasites, soit à des formes libres. L'opinion qui a prévalu la dernière est que les Monstrillides rentrent dans le groupe des Copépodes libres ; c'est qu'en effet par le genre de vie de l'adulte et par leurs caractères morphologiques : forme générale du corps, organes des sens, appendices natatoires, ils rappellent avec la plus grande évidence les caractères des autres Copépodes pélagiques.

Dans un des mémoires les plus importants et les plus récents sur les Copépodes pélagiques, Giesbrecht (**92**), après avoir fait une révision et une étude détaillée des différentes espèces de cette famille, étudie les rapports des Monstrillides. C'est l'opinion de cet auteur, un de ceux qui ont le mieux étudié non seulement la famille des Monstrillides, mais encore le groupe tout entier des Copépodes, et à qui ses recherches donnent une autorité incontestable c'est, dis-je, cette opinion que je vais résumer pour indiquer au début de ce travail les caractères essentiels des crustacés qui en font l'objet.

Les Copépodes sont divisés, par Giesbrecht, en deux sous ordres, les *Gymnoplea* et les *Podoplea*.

Les Podopléodes, auxquels appartiennent les Monstrillides, possèdent des appendices rudimentaires abdominaux, ou pléopodes, situés sur le bord des orifices génitaux. Les Gymnopléodes sont dépourvus de ces appendices.

Tandis que chez les premiers, le quatrième et le cinquième segments thoraciques sont toujours distincts, chez les seconds, ces deux segments sont fusionnés.

Les Podopléodes comprennent deux sections ou tribus : dans l'une, les antennes des mâles sont modifiées en vue de la copulation, c'est le tribu des *Ampharthrandria* ; la 2e tribu, les *Isokerandria*, ne présente pas ce caractère.

Les Monstrillides appartiennent à la première, avec les familles suivantes : Mormonillidés, Cyclopidés, Harpaticidés, de sorte que

l'on peut indiquer succinctement la position des Monstrillides par le petit tableau suivant :

- O. *Copepoda*
  - S. O. I. *Gymnoplea*
  - S. O. II. *Podoplea*
    - Tribu 1 *Ampharthrandria*
      - (*Mormonillidæ*)
      - (*Cyclopidæ*)
      - (*Harpaticidæ*)
      - **Monstrillidæ**
    - Tribu 2 *Isokerandria*

Les relations et les affinités des Monstrillides avec les autres Copépodes étant ainsi établies d'après un travail récent, voyons quels sont les caractères morphologiques qui justifient cette manière de voir.

Les Monstrillides sont des Podopléodes, c'est-à-dire qu'ils ont un appendice abdominal ou pléopode sur le segment génital. De plus (comme les autres familles de ce sous-ordre), ils manquent d'organe pulsatile dorsal ; les organes génitaux de la femelle et du mâle sont symétriques et leurs orifices pairs. Comme les autres Ampharthrandria, 1° le mâle présente une transformation des antennes dont un article est géniculé pour la copulation ; 2° la femelle présente les deux orifices génitaux ventralement situés.

A cet ensemble de caractères communs à tous les *Podoplea-Ampharthrandria* s'ajoutent les caractères différentiels de la famille :

Les antennes postérieures, les mandibules, les maxilles et les maxillipèdes manquent totalement. Il faut y joindre l'absence du rostre et du tube digestif réduit à un stomodeum rudimentaire. Ces caractères sont communs aux deux sexes. Chez la femelle, le sac ovigère unique est porté par un appendice formé de deux longues soies insérées sur la face ventrale du segment génital ; chez le mâle, cet appendice génital présente une partie basilaire terminée par deux branches chargées de porter les spermatophores.

Après avoir ainsi pris connaissance d'une façon rapide des carac-

tères et des rapports de la famille des Monstrillides, nous allons passer successivement en revue dans cette première partie du travail :

1°) L'histoire de ce groupe ;

2°) L'étude de l'adulte dans les deux sexes en prenant pour type : *Hæmocera Danae* ;

3°) La taxonomie.

II. HISTORIQUE [1]

Les Monstrillides ont pris place dans la classification depuis que Dana, en 1848, décrivit un petit crustacé pélagique, trouvé dans la mer de Sulu, pendant l'expédition dirigée par Charles Wilkes. Malgré l'absence des appendices céphaliques, à l'exception des antennes antérieures, cet auteur le rangea, grâce à l'ensemble très net de ses caractères morphologiques, parmi les Copépodes. Voici la caractéristique qu'en donne James Dana dans son *Report* (**48**, p. 1313) :

« Family *Monstrillidæ*, genus *Monstrilla* Dana. — Cephalothorax fere cylindricus, 4 articulatus. Abdomen 5 articulatum. Oculi duo simplices quoque oculus inferior sicut Pontellis. Truncus buccalis parvulus, subconicus, maxillis pedibusve non minutus. Pedes octo natatorii. Abdominis segmenta primum secundumque appendices gerentia sicut in Setellis. »

Les caractères du type nouveau décrit par Dana sont tellement singuliers que cette diagnose suffirait, à elle seule, à distinguer le g. *Monstrilla* de tous les autres Copépodes.

A peu près à la même époque, Kröyer (**49**) décrivait sous le nom de *Thaumaleus typicus* (antérieurement figuré sous le nom de *Thaumatoëssa*, dans l'atlas de Gaimard), un autre Copépode que ses caractères font rentrer dans la famille des Monstrillides, ainsi que Giesbrecht le montra plus tard.

[1] Je me bornerai à un historique très bref en indiquant seulement l'origine, les augmentations et les modifications qu'a subies cette famille au point de vue de la connaissance des espèces. Je réserve pour les chapitres spéciaux du parasitisme et des rapports avec les autres Copépodes la discussion de ces points.

En 1857, sir John Lubbock rencontrait, parmi un certain nombre d'Entomostracés nouveaux, de Weymouth, un exemplaire ♂ du genre si remarquable de Dana et qu'il décrivait sous le nom de *M. Anglica*. Puis Claparède (**63**) observe à Saint-Waast-la-Hougue des individus mâles et femelles de Monstrillides ; il les décrit d'une façon complète et les désigne sous le nom de *M. Danae*. La même année, Claus (**63**), dans son travail sur les Copépodes libres, enrichit le g. *Monstrilla* d'une espèce nouvelle trouvée à Helgoland et qui reçoit le nom de *M. helgolandica*.

Pendant une période assez longue, l'état de nos connaissances sur ces Copépodes reste stationnaire ; en 1877, Kriczagin rencontre dans la mer Noire trois espèces du *G. Monstrilla*[1] ; Möbius (**84** et **87**) signale ensuite l'espèce de Claparède, *M. Danae* dans, le Kieler Bucht.

Dans ces dernières années, en même temps qu'une impulsion active est donnée aux recherches sur le Plankton, nos connaissances sur les Monstrillides pélagiques augmentent, et Thompson en signale dans toute une série de travaux relatifs à la faune des Copépodes. Dans ses premières notes (**87** et **88** *a*), Thompson signalait, parmi les Copépodes recueillis les uns aux Canaries, les autres à Puffin-Island, une forme qu'il appelait *Cymbasoma*, pour laquelle il créait la famille des *Cymbasomatidæ*. Il décrivit le *C. rigidum* (Ténériffe), le *C. Herdmannii* (Puffin-Island) et d'autre part des exemplaires rencontrés par Scott (**89**) dans le Firth of Forth et par Sinel à Jersey, furent rapportés à la deuxième espèce.

En 1890, Bourne rencontre un certain nombre de *Monstrilla* dans la baie de Plymouth ; il réunit de plus un matériel qui lui permet de faire une étude d'ensemble. Il décrit *M. longispinosa* et donne une description d'autres espèces insuffisamment connues. Cet auteur, discute de plus, dans son travail, la valeur des caractères spécifiques des diverses espèces du g. *Monstrilla* ; il en fait une révision et une classification, il fait rentrer le g. *Cymbasoma* et, par conséquent, la

[1] *M. pontica*, *M. intermedia*, *M. longissima* ; cité d'après Poppe (**91**, p. 144).

famille des *Cymbasomatidæ* de Thompson dans le g. *Monstrilla*. Ce dernier auteur (**90**) reconnaît le bien fondé de la synonymie indiquée par Bourne, dans une note intitulée : *Monstrilla and the Cymbasomatidæ*, et il y discute de plus la place des Monstrillides parmi les Copépodes ainsi que leur mode supposé de vie antérieure.

Enfin nous arrivons au grand travail de Giesbrecht, sur les Copépodes pélagiques du golfe de Naples (**92**). Cet auteur fait revivre le *G. Thaumaleus* oublié depuis Kröyer, et il étudie outre les espèces de Naples, rentrant dans les deux genres *Monstrilla* et *Thaumaleus*, plusieurs autres espèces. Il délimite nettement le caractère des deux genres, donne les diagnoses des espèces, et il en fait une soigneuse révision. Giesbrecht précise, de plus, la place des Monstrillides dans la classification des Copépodes, comme je l'ai indiqué dans l'introduction. En un mot, l'auteur des *Pelagischen Copepoden* met au point tout ce qui concerne la bibliographie, la synonymie, la diagnose des deux genres et des diverses espèces qu'ils comprennent.

Depuis le mémoire de Giesbrecht, plusieurs travaux faunistiques mentionnent ou renferment la description de Monstrillides. Timm (**93** et **94**) décrit et figure plusieurs espèces : *Thaumaleus Thompsonii*, *Monstrilla helgolandica*, *M. grandis* ; il augmente le genre *Thaumaleus* d'une espèce *Th. germanicus*. Karawaiew (**94**), donne la description en russe de *M. Ostroumowii* : mais les dessins permettent de rapporter cette espèce g. *Hæmocera*.

Enfin viennent, en 1895 et 1896, les notes de Giard, les miennes en 1896 et 97, puis celle de Giesbrecht (**97**). Giard signale le premier le parasitisme du g. *Thaumaleus*. Cette question du parasitisme trouvera mieux sa place dans le chapitre spécial qui en traite, et j'y renvoie le lecteur. Je me contenterai de signaler l'introduction, dans la taxonomie, du nouveau genre *Hæmocera* que je créai pour *M. Danae* et pour plusieurs autres espèces au du même type.

III. ORGANISATION DU MONSTRILLIDE ADULTE

Type : *Hæmocera Danae* (Clpd) Malaquin.

Syn. : *Monstrilla Danae*, Claparède, 1863 (Saint-Waast-la-Hougue).
— — Bourne, 1890 (Plymouth).
Hæmocera Danae, Malaquin, 1896 (Pas-de-Calais, Roscoff).

J'ai choisi pour la description de l'adulte libre et pélagique l'espèce décrite, pour la première fois, par Claparède, parce que c'est celle que j'ai pu le mieux étudier aux deux points de vue de l'adulte libre et du développement. Comme le genre *Hæmocera* est intermédiaire, par ses caractères, entre les deux genres *Thaumaleus* et *Monstrilla*, et que les différences entre les trois genres sont d'ordre secondaire, il est aisé de comprendre que l'on aura une idée suffisante de la famille tout entière par la description de ce type. Nous verrons, du reste, plus loin que, dans l'évolution des espèces que j'ai observées, il y a identité complète dans les phénomènes constatés ; d'autre part, le chapitre suivant, consacré à un résumé taxonomique, indiquera les caractères morphologiques des deux autres genres de la famille.

H. Danae se rencontre dans les pêches au filet fin ; mais c'est surtout dans les bacs où j'isolai des *S. Dysteri* infestées que je me suis procuré le matériel d'étude de cette espèce. Lorsqu'en effet, l'on place des touffes de l'Annélide infestée dans des cristallisoirs, l'on ne tarde pas à observer une sortie en masse des Monstrillides. La sortie est souvent prématurée à cause des conditions de l'observation, mais dans le nombre, l'on rencontre de nombreux exemplaires complètement mûrs. Dans certaines colonies infestées, c'est par centaines que je pouvais recueillir les *H. Danae* ; les mâles sont toujours plus nombreux que les femelles.

1. Morphologie externe

Le corps a une section sensiblement circulaire. Il se divise, comme chez les Copépodes normaux, en trois régions : le céphalon, le thorax et l'abdomen. Le premier segment du thorax est soudé au céphalon pour former le céphalothorax.

Passons successivement en revue les différentes régions avec les appendices qu'elles portent (v. principalement pl. II, fig. 1 à 5 ; fig. 1 et 2, 3, 4, 5, dans le texte).

Céphalon. — Le céphalon, qui porte d'ordinaire les cinq paires d'appendices suivants : 1° antennes antérieures ou antennules ; 2° antennes postérieures ou antennes proprement dites ; 3° les mandibules ; 4° les premières maxilles ; 5° les secondes maxilles simples ou dédoublées, ne comprend chez notre Monstrillide adulte qu'une seule paire d'appendices, la plus antérieure, c'est-à-dire les antennules. Il présente un orifice ventral très petit : la bouche, et antérieurement sous la cuticule, l'œil ou plutôt les trois yeux volumineux chargés de pigment et dont la structure sera étudiée d'autre part (fig. 2 *b*, pl. II).

Au lieu d'être terminé antérieurement par un prolongement plus ou moins acuminé et formant le rostre, le céphalon se termine brusquement, la paroi dorsale tombant presque à pic ou étant légèrement arrondie. Nous verrons, dans le cours de l'ontogénèse, qu'il a existé un prolongement rostral très développé, lequel a été ensuite résorbé vers la fin de l'évolution parasitaire (v. principalement pl. IV, fig. 32).

Sur la face ventrale, un peu en avant de la bouche et symétriquement, l'on remarque deux dépressions (fig. 2 *b*) déjà observées et figurées par Bourne (**90**, pl. XXXVII, fig. 1, 4, 5 ; p. 569). Cet auteur est assez perplexe sur la nature de ces deux formations. Il les avait d'abord prises pour des rudiments de la seconde paire d'antennes à cause de leur situation en arrière des antennes antérieures : « At first I was inclined to consider them as the rudiments of the second

antennae. » Mais, par l'étude plus attentive des coupes, il crut qu'il s'agissait de l'orifice de glandes analogues aux glandes vertes des Décapodes et de quelques Amphipodes, ou bien encore semblables aux glandes s'ouvrant à la base des secondes antennes chez certains Nauplius. La première opinion de Bourne se rapproche plus de la réalité ; il est intéressant de constater que, dans les deux cas, cet auteur rapporte l'origine de ces formations à une production de la seconde paire d'antennes.

Ces dépressions de forme irrégulièrement circulaire, avec des stries les unes concentriques, les autres radiaires, correspondent à l'insertion de deux appendices qui sont tombés à l'époque de la libération du Monstrillide, et ces deux appendices sont homologues comme nous l'indiquons plus loin aux antennes postérieures (pl. II, fig. 6).

La taille relative du céphalon (uni au premier somite thoracique) est très différente dans les deux sexes, et c'est là même une des causes, sinon la plus considérable, au moins la plus apparente du dimorphisme sexuel. Chez la femelle, le céphalon est beaucoup plus développé que chez le mâle. Cette inégalité tient au développement considérable des ovaires chez la première, ce qui exige, en conséquence, un développement corrélatif de cette région ; chez le mâle, les testicules n'occupent qu'un volume beaucoup plus restreint ; et encore la plus grande partie de cette région est-elle occupée par une musculature puissante, presque absente dans la région correspondante de la femelle. Il résulte de cette disproportion dans le céphalon des deux sexes que le mâle est grêle, élancé, tandis que la femelle a le corps plus allongé, mais aussi plus épais et plus lourd.

Antennes antérieures. — 1° de la *femelle.* — Elles sont formées de quatre articles inégaux qui portent : 1° des soies courtes et acérées, épineuses ; 2° des soies tactiles allongées ; 3° des soies semblables avec de minces filaments disposés sur deux rangées et leur donnant un aspect penné ; 4° des soies olfactives pénicillées. La répartition de ces différentes formes de soies et leurs dimensions

respectives ont été figurées sur les différents dessins de la planche II (fig. 1, 2, 3) ; je ne crois donc pas utile d'en donner une description détaillée, puisqu'il suffit de se reporter aux dessins ci-dessus indiqués. Comme on peut le remarquer, les antennes, formées d'un petit nombre d'articles, sont courtes ; elles sont dirigées en avant et ne présentent que des mouvements de latéralité peu prononcés.

Les muscles moteurs qui les actionnent sont insérés sur les parois du céphalon, à droite et à gauche des yeux ; ils sont striés, disposés en deux faisceaux principaux qui s'étendent inégalement dans la longueur de l'appendice.

Les antennes sont de plus colorées par des amas de pigment jaune ou jaune-verdâtre.

2° *Du mâle.* — Les antennes antérieures du mâle sont proportionnellement plus longues que celles de la femelle et présentent cinq articles au lieu de quatre ; elles sont plus riches en soies que dans l'autre sexe, et elles portent, de même, les différentes formes épineuses, tactiles simples, tactiles plumeuses et pénicillées ou olfactives.

Elles présentent en outre la modification si répandue chez les Copépodes mâles, et qui consiste en une adaptation de cet appendice pour la fonction préhensile, lors de la réunion des sexes. Chez l'*Hæmocera Danae*, le dernier article, plus long que les précédents et aussi plus grêle, peut, en effet, se recourber jusqu'à l'angle droit, formant ainsi une sorte de pince géniculée. Cet article est de plus terminé par une forte soie placée dans le prolongement même de l'antenne et vraisemblablement destinée à faciliter la préhension.

Bouche. — La bouche est un orifice ventral situé en avant du céphalon : elle correspond à une légère dépression de la cuticule et son diamètre est très petit. L'orifice buccal de *H. Danae*, pas plus que celui des autres Monstrillides, n'est protégé ni par des lèvres saillantes, ni entouré, comme nous le savons, par des appendices masticateurs ; sa petitesse même indique de suite, sans connaître l'anatomie du crustacé, que c'est là un orifice non fonctionnel.

En arrière le céphalon se prolonge, par le premier somite thoracique, avec lequel il est soudé ; il est impossible, tant dans un sexe que dans l'autre, d'établir une limite entre ces deux régions. Chez le mâle, le corps va régulièrement en se rétrécissant jusque vers l'insertion de la première paire de pattes thoraciques ; chez la femelle, le céphalothorax, plus renflé en son milieu qu'à son extrémité antérieure, va diminuant vers son extrémité thoracique.

Thorax. — C'est la région qui a conservé, ainsi que l'abdomen, la forme la plus typique, soit par son aspect général, soit par la structure de ses appendices. Elle comprend les cinq somites normaux des Copépodes, le premier étant, comme je l'ai dit déjà, soudé au céphalon. Les somites thoraciques suivants, c'est-à-dire les 2e, 3e, 4e et 5e, sont indépendants, et la taille de chacun d'eux va en diminuant peu à peu vers l'abdomen. La section d'un somite est circulaire, légèrement carénée sur la ligne médiane ventrale.

Pattes thoraciques. — Les pattes thoraciques sont des appendices typiques de Copépode : elles montrent les parties essentielles qui existent chez les espèces pélagiques ; elles sont biramées et portent de longues soies natatoires. Leur nombre est d'une paire par segment ; mais chez la femelle, la 5e paire de pattes thoraciques est moins développée que les précédentes et chez le mâle elle fait défaut.

Les appendices thoraciques sont construits sur le même plan chez le mâle et chez la femelle. Aussi nous suffira-t-il de décrire une patte thoracique de la femelle.

La patte thoracique est formée d'une partie basilaire, le protopodite ; elle supporte deux rames représentant l'exopodite et l'endopodite.

Le protopodite est inséré sur la face ventrale du somite ; il présente deux articles. Le premier, articulé avec le segment, est plus développé, plus long et plus épais que le second.

En avant et en arrière du protopodite existent deux sillons qui semblent le diviser longitudinalement et prolonger en quelque sorte

la bifurcation qui produit l'exopodite et l'endopodite. Cette partie basilaire présente comme production sétigère, une soie unique

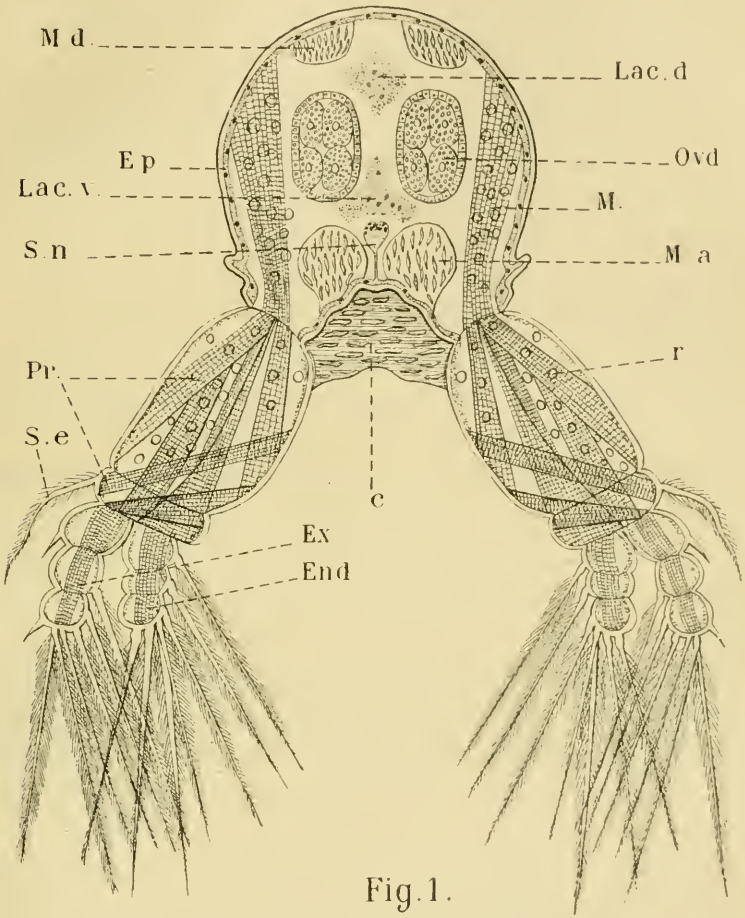


Fig. 1.

Hæmocera Danae ♀. — Section transversale passant par le 3e somite thoracique avec ses appendices.

Ep, épiderme et cuticule revêtante ; *M*, muscle dorso-ventral pénétrant dans la base des pattes thoraciques ; *M. d*, muscle dorsal ; *M. a*, muscle ventral ; *S. n*, cordon nerveux ventral ; *Lac. d*, lacune sanguine dorsale ; *Lac. v*, lacune sanguine ventrale ; *Ovd*, oviducte ; *Pr*, protopodite avec une soie externe, *S. e*, sur le 2e article ; *Ex*, exopodite ; *End*, Endopodite ; *c*, pièce chitineuse, couplant la base des pattes thoraciques ; *r*, goutelettes huileuses de réserve.

insérée sur le bord externe du 2e article, et dont la dimension est maxima sur pth^3, très petite sur pth^4 et pth^1, moyenne sur pth^2.

Les deux rames natatoires sont formées chacune de trois articles.

Les trois articles de l'exopodite portent des soies plumeuses ou des épines ainsi distribuées :

Le 1er article porte 1 épine externe ;

Le 2e article porte 1 soie interne ;

Le 3e article porte 5 soies internes ou terminales et une épine externe. Il existe donc au total 2 épines externes et 6 soies internes.

Les trois articles de l'endopodite ne portent que des soies au nombre de 7 ainsi réparties :

Le 1er article porte 1 soie interne ;

Le 2e article porte 1 soie interne ;

Le 3e article porte 5 soies internes ou terminales.

Cette répartition des soies et épines paraît assez constante pour tous les Monstrillides.

Les parties basilaires des pattes thoraciques d'un même somite sont réunies entre elles par un pont chitineux. Ce repli, très fréquent chez les Copépodes pélagiques, couple pour ainsi dire les deux pattes natatoires d'un même somite et sert à régulariser les mouvements de natation.

5e patte thoracique de la femelle. — Elle est beaucoup moins développée que les précédentes. La partie basilaire non segmentée comprend un exopodite formé d'une seule pièce et supportant 3 soies, et un endopodite réduit à un moignon sans aucune production sétigère.

Abdomen. — 1° Chez la femelle. — L'abdomen comprend chez *Hæmocera Danae* ♀ trois segments distincts, plus la furca. Le premier somite abdominal est le segment qui porte les orifices et les appendices génitaux ; il existe donc chez la femelle de cette espèce deux segments ordinaires entre le segment génital et la furca. C'est là, comme nous le verrons, une des caractéristiques du g. *Hæmocera* par rapport aux g. *Thaumaleus* et *Monstrilla*.

Le segment génital est plus large et plus long que les segments suivants. Sa longueur dépasse celle des deux segments suivants

réunis ; sa région postérieure est, sur certains exemplaires, délimitée par une légère constriction qui le fait ressembler à un somite double. Cette forme est, en somme, compréhensible, puisque l'on admet généralement que le premier segment abdominal est un segment complexe (dans la femelle du g. *Monstrilla*, ce segment est dédoublé, de sorte que l'abdomen possède un segment de plus que chez *Hæmocera*).

Les orifices génitaux sont difficiles à distinguer ; et dans aucun des dessins qui accompagnent les différents travaux sur la morphologie de l'adulte, il n'y a d'indication sur leur situation.

Si l'on examine par la face ventrale le premier somite de l'abdomen, on aperçoit sur le tiers antérieur une forte éminence chitineuse en arc de cercle supportant deux grosses soies très longues qui se prolongent en arrière et atteignent environ trois fois la longueur de l'abdomen. La surface de ces soies est rugueuse, irrégulière : avant leur terminaison en pointe, elles présentent un renflement. Ce sont les soies destinées à supporter le sac ovigère, lorsque les œufs ont été pondus.

Beaucoup d'auteurs (Bourne, Giesbrecht, etc.) figurent ces soies comme étant soudées à leur base sur une certaine étendue ; il n'en est rien chez notre espèce ; leur insertion sur l'éminence chitineuse basilaire est distincte. Il en est de même chez les autres espèces du g. *Hæmocera*.

Les deux conduits génitaux oviductaires viennent se terminer un peu en arrière des soies génitales. Ils s'accolent ventralement aux parois du corps et présentent chacun un petit orifice.

Je n'ai pas observé de pore de fécondation, et, sans en contester l'existence, je ne l'ai pas vu chez les femelles avant ou après la ponte.

Les deux segments abdominaux qui suivent le génital sont d'égale dimension.

La furca présente sur chacune de ses divisions trois soies divergentes régulièrement effilées et barbelées de filaments très fins diminuant progressivement de taille vers la pointe.

Abdomen du mâle. — L'abdomen du mâle comprend quatre segments en outre de la furca, c'est-à-dire un de plus que chez la femelle.

Le premier segment abdominal porte, comme chez la femelle, un appendice génital qui comprend une partie basilaire et deux appendices cylindriques divergents.

Avant la mue qui suit la mise en liberté, les spermatophores sont engagés par leur extrémité terminale dans la partie basilaire. Après la mue, les spermatophores s'engagent respectivement par leur extrémité dans les appendices droit et gauche et font saillie par les orifices terminaux. C'est dans cette situation qu'ils ont été figurés dans les dessins nos 4 et 5 de la pl. II.

Les trois segments abdominaux qui sont compris entre le génital et le furcal sont sensiblement égaux en longueur, mais diminuent légèrement de largeur.

Les deux branches de la furca présentent, comme chez la femelle, de fortes soies divergentes et barbelées; leur nombre est de quatre sur chacune des branches furcales.

2. Organisation interne

Dans cette étude de la structure interne, je n'indiquerai que les grands traits de l'organisation ; ce sera une étude préliminaire destinée à faciliter la compréhension des phénomènes ontogéniques. Dans l'exposé de ces derniers, nous serons amenés tout naturellement à la connaissance anatomique et histologique de l'adulte en suivant la différenciation des organes.

Téguments. — La structure des téguments est très simple chez l'adulte capturé dans les pêches au filet fin. Mais chez le Monstrillide qui vient de sortir de l'hôte, la cuticule chitineuse est double ; cela tient à ce qu'il existe une mue au début de la vie libre. Lors de l'éclosion, les deux enveloppes cuticulaires coexistent. Après la mue, les soies, masquées auparavant par l'enveloppe cuticulaire externe, apparaissent nettement avec leurs barbelures.

L'épiderme de l'adulte est réduit à une couche extrêmement mince, dont il est impossible de délimiter les éléments ; à mesure que la vie libre s'avance, ces cellules épidermiques finissent par disparaître, et nous verrons que le cephalothorax de la femelle, après la ponte, ne présente extérieurement que la cuticule (pl. III, fig. 3).

Rudiment du tube digestif. — Il existe, comme cela a été indiqué, un orifice buccal. Cette bouche minuscule donne accès dans un tube étroit, revêtu intérieurement de chitine. Chez les individus du sexe mâle et chez les femelles à leur sortie, ce tube se dirige vers la face dorsale en s'inclinant légèrement vers l'arrière, pénètre à travers le système nerveux et se termine en cul-de-sac à peu près à égale distance de la face dorsale et de la face ventrale. La structure de ce rudiment est très simple ; il consiste en un épithélium revêtant et secrétant le tube chitineux interne. Il correspond à une invagination stomodéale ectodermique.

C'est là tout ce qui existe, en fait de tube digestif. Mais il se produit au début de l'ontogénèse, et l'on peut en retrouver des vestiges chez l'adulte, un amas de cellules embryonnaires qui représentent les éléments endodermiques indifférenciés. Cet amas est accolé contre le cerveau, et le stomodeum se termine contre lui.

Système nerveux. — Le système nerveux ne présenterait rien de remarquable, et il ne s'écarterait pas de la structure qu'il offre d'ordinaire chez les Copépodes, si l'état rudimentaire du pharynx ne venait en quelque sorte modifier les rapports du cerveau et de la masse nerveuse sous-œsophagienne. La présence d'un tube stomodéal étroit, au lieu d'un pharynx ordinaire aboutissant à un estomac, disposition qui nécessite la separation nette des masses nerveuses supra et sous-œsophagienne, amène une coalescence presque complète entre la partie dorsale et ventrale du système nerveux.

Le cerveau est limité en avant par les trois yeux volumineux, contre lesquels il vient buter. En arrière, il se prolonge dans la cavité du céphalon, sans adhérer aux parois du corps.

Le cordon ventral ganglionnaire s'étend dans toute la longueur du

céphalothorax et des segments thoraciques, il cesse avant l'abdomen. Les ganglions sont beaucoup plus nets chez le mâle que chez la femelle. Chez cette dernière, le système nerveux ventral est un cordon d'un calibre à peu près uniforme dans toute sa longueur. Chez le mâle, en arrière de la masse sous-œsophagienne, la chaîne nerveuse présente plusieurs ganglions distincts et compris dans le céphalon.

L'absence de ganglions céphalothoraciques chez la femelle se conçoit aisément ; elle est liée à la disparition des appendices de cette région. La présence des ganglions nettement accusés chez le mâle, malgré le manque d'appendices céphalothoraciques, ne peut s'expliquer que par l'existence dans cette région d'une musculature très puissante.

Organes des sens. — Les organes des sens spéciaux sont :

1° Les *soies tactiles* des antennes, dont il a été question ;

2° Les *soies olfactives*, de forme pénicillée qui existent également sur les antennes antérieurs ;

3° Enfin les *yeux*, dont je vais donner ici une étude macroscopique, renvoyant pour leur étude histologique et pour leur développement au chapitre où sera traitée la différenciation des organes.

Les yeux, au nombre de trois, sont très volumineux chez les Monstrillides. Ils occupent chez le mâle toute la région antérieure ou frontale du céphalothorax et en emplissent toute la largeur et toute l'épaisseur, tandis que chez la femelle, il reste un espace vide entre les parois du corps et les yeux. Chez le mâle, non seulement les yeux sont plus développés proportionnellement que dans l'autre sexe, mais ils le sont aussi d'une façon absolue. Leur disposition et leur structure est fondamentalement la même.

Les organes visuels sont formés de trois coupes pigmentaires, dont chacune comprend un peu plus que la moitié d'une sphère et disposées ainsi : deux vers la face dorsale, une vers la face ventrale. Elles sont juxtaposées et réunies au centre par leur surface convexe. Le pigment est abondant, de couleur brun rougeâtre foncé.

L'intérieur de chaque coupe est occupé par des éléments clairs venant affleurer à la surface. Ces éléments, observés sur le vivant, sont très réfringents; sur les individus fixés et montés, ils se décomposent, si l'on observe la surface externe de la coupe, en polygones assez réguliers, au nombre de 9, de forme sensiblement hexagonale (pl. I, fig. 2 *b*.)

Comme je l'ai indiqué, nous étudierons le développement et la structure histologique de ces organes, en même temps que l'ontogénèse.

Musculature (v. fig. 1 à 5, pl. II; fig. 80 à 84, pl. III). — La musculature, très développée principalement chez le mâle, comprend : 1° les muscles généraux du céphalothorax, du thorax et de l'abdomen; 2° la musculature des appendices, en y comprenant les muscles communs au tronc et à l'appendice. Les muscles sont tous striés.

1° *Musculature générale du corps*. — Étudions-la d'abord chez le mâle. Les muscles céphalothoraciques forment trois groupes symétriques à direction longitudinale. Le premier est formé de deux muscles dorsaux (*M. d.*) composés chacun de deux faisceaux de fibres; le second par deux muscles latéro-dorsaux, très voisins du groupe précédent, comprenant chacun trois faisceaux; le troisième groupe, par deux muscles ventraux, plus larges que les précédents et possédant cinq faisceaux chacun.

Dans la région postérieure du céphalothorax, dont le diamètre est plus étroit, ces muscles sont serrés les uns contre les autres. Ils s'écartent davantage, s'étalent dans la partie antérieure du céphalon et vont se terminer sur les téguments dans la partie contiguë à la région oculaire.

Dans les segments thoraciques et abdominaux, il n'existe plus que deux groupes de muscles longitudinaux qui vont en s'amincissant presque dans la furca où ils se terminent. L'un dorsal, est le prolongement des deux groupes dorsaux et latéro-dorsaux du céphalothorax, l'autre est ventral. Ils arrivent à se fusionner dans les deux branches furcales.

Chez la femelle, la musculature du céphalothorax est extrêmement réduite. Elle n'existe que dans la partie correspondant au premier somite thoracique et s'étend un peu en avant (fig. 1, 2a, 3). L'on y retrouve les muscles dorsaux et ventraux s'insérant en éventail sur les parois du corps et se continuant dans les différents somites du thorax et de l'abdomen avec la disposition qui a été indiquée plus haut chez le mâle.

2° *Musculature spéciale.*

a) Des antennes antérieures. — Les muscles antennaires s'unissent sur la région antérieure céphalique, à droite et à gauche des yeux. Ils se partagent en deux groupes principaux cheminant dans la cavité de l'appendice. Ils envoient des branches accessoires se fixant sur les différents articles.

b) Des yeux. — Deux muscles latéraux à direction légèrement descendante vers la face ventrale s'attachent d'une part sur les téguments, d'autre part sur les yeux latéraux.

c) Des pattes thoraciques. — Les muscles moteurs des appendices locomoteurs comprennent deux sortes de muscles : les uns extrinsèques sont en grande partie situés dans le somite thoracique, les autres intrinsèques sont placés en totalité dans l'intérieur du membre (v. fig. 1 à 5; fig. 1 dans le texte).

Muscles extrinsèques. — Pour chaque patte thoracique, il existe un groupe musculaire formé de cinq faisceaux de fibres striées avec la même disposition pour les différents somites, dans les deux sexes. Chaque groupe s'insère en éventail sur les téguments dorsaux, traverse la cavité du corps en se dirigeant vers la partie ventrale du somite au point où s'articule le protopodite du membre thoracique. Les cinq faisceaux, d'abord écartés et étalés, se rapprochent et se serrent les uns contre les autres pour pénétrer dans l'intérieur du membre.

Muscles intrinsèques. — Les muscles intrinsèques sont répartis par faisceaux parcourant plus ou moins obliquement la longueur des deux articles du protopodite (v. fig. 1. dans le texte). Ces

faisceaux sont, d'une part, ceux qui pénètrent du somite dans le protopodite et qui vont se jeter sur ses parois, et, d'autre part, des faisceaux obliques qui actionnent l'exopodite et l'endopodite.

Deux faisceaux obliques, presque transversaux par rapport à l'axe de l'appendice, servent à imprimer les mouvements à l'exopodite. Il existe également deux faisceaux plus courts et à trajet longitudinal servant à actionner les endopodites.

Système cavitaire, circulation. — Le système cavitaire se confond complètement avec le système circulatoire. Il n'y a ici aucun organe spécial pour la propulsion du sang ; il n'existe pas davantage de vaisseau ou même de lacune endiguée par des parois, bien qu'il y ait, ainsi que nous le verrons en étudiant le développement, un courant sanguin déterminé.

Les espaces interorganiques sont dépourvus de parois propres. Il n'y a pas trace d'endothélium, tant sur les parois du corps qui limitent la cavité du corps que sur les muscles qui la traversent.

Chez l'adulte, on peut dire que la circulation sanguine n'existe plus. Il persiste quelques espaces sanguins où les éléments figurés disparaissent rapidement. Le sang ne se renouvelle pas, en effet, puisque l'animal ne peut prendre aucune nourriture. Mais il emporte avec lui quelques substances de réserve.

Substances de réserve. — Elles consistent en gouttelettes huileuses de couleur brun rougeâtre disséminées dans la cavité du corps et principalement *le long des muscles.* Ces substances de réserve sont donc disposées pour ainsi dire parallèlement au système musculaire (v. fig. 1 à 5). C'est ainsi que le céphalothorax des mâles en est abondamment pourvu, tandis que la même région chez la femelle n'en présente que dans la partie correspondant au premier segment thoracique.

La quantité de substances de réserve ainsi représentée par les globules sphériques, huileux et colorés, diminue à mesure de l'éloignement de la mise en liberté du Copépode ; elles sont brûlées pendant cette période de locomotion active et rapide. Il est vraisemblable

que ce dépôt d'aliments huileux est consommé directement par les muscles, dont le travail est considérable. Le tissu musculaire est celui qui disparaît le dernier dans cette vie éphémère. En effet, ainsi que nous le verrons, tous les organes sont frappés de dégénérescence; dans cette atrophie regressive, le système des muscles striés est encore respecté, et le Monstrillide nage activement alors que les yeux ont complètement disparu. D'autre part, la répartition des substances de réserve sur les muscles eux-mêmes, et en rapport avec le développement des muscles dans certaines régions (céphalothorax du mâle), rend très vraisemblable cette supposition.

Organes génitaux. — 1° Chez la femelle. — *a*) Avant la ponte (fig. 1 et 2ª, pl. II), les ovaires, dont les produits sont mûrs au moment où la vie libre commence, remplissent toute la cavité céphalothoracique. Les œufs sont verts [1] et forment deux masses allongées, symétriques, fusionnées en avant, où la masse ovarienne s'avance jusqu'à une petite distance du cerveau (fig. 2 *a*, 2 *b*). Puis les deux moitiés de l'ovaire s'étendent parallèlement en arrière pendant toute la longueur du céphalothorax et en diminuant peu à peu d'épaisseur. Elles se continuent directement par les deux oviductes qui prolongent la glande génitale, traversent les différentes somites du thorax et se terminent dans le premier segment abdominal, en arrière de la plaque chitineuse portant les deux longues soies destinées à soutenir le sac ovigère.

b) *Après la ponte.* — Je n'ai pas vu l'accouplement. Mais j'ai pu récolter dans les bacs d'observation une femelle avec un sac ovigère intact que j'ai représenté pl. II, fig. 3. J'ai observé, d'autre part, comme je l'indiquerai plus loin, des individus femelles provenant, l'une d'une pêche pélagique et deux autres se rapportant à *Thaumaleus Thompsonii* et *Th. rigidus*, qui m'ont été communiqués par I.-C. Thompson, mais les sacs ovigères de ces femelles étaient incomplets et ne présentaient plus qu'un petit nombre d'œufs très avancés.

Le sac ovigère est supporté par les deux longues soies génitales, et

[1] Dans quelques cas exceptionnels, j'en ai observé de jaune brun.

les œufs y sont agglutinés par une substance muqueuse. Ce mucus est produit dans la partie terminale des deux oviductes dont les parois épithéliales sont formées par des cellules secrétantes (fig. 84 *a*, pl. VII, *ovd*). Le sac ovigère est de forme assez irrégulière, de couleur verte naturellement, comme les œufs. Il est épais, allongé dans le sens des soies ; sa production a lieu après la mue.

Modifications que présente la femelle par suite de la ponte. — Comme nous l'avons dit, le céphalothorax est complètement occupé par les œufs mûrs. Lorsque ces derniers sont pondus, la cavité céphalothoracique se vide à peu près complètement. Il ne reste plus en avant que les yeux et le cerveau. Tout l'espace compris entre ces organes et le premier somite thoracique est tapissé par la paroi mince épidermique. Cette paroi se décolle et se rétracte, vers le milieu du corps, quand les œufs ont quitté leur situation primitive ; seule la cuticule reste en place. Il en résulte que cette région du corps conserve son aspect extérieur (fig. 3), mais que la cuticule en forme uniquement la paroi. L'épiderme rétracté dans l'axe du corps forme un tractus qui part du cerveau et des yeux et s'étend jusqu'au segment thoracique. On y reconnaît, quand l'état de dégénérescence n'est pas trop avancé, le cordon nerveux ventral qui a suivi le mouvement de la couche épidermique. Mais le décollement n'a pas lieu dans la partie où le stomodeum s'insère sur la bouche ; de sorte que le tractus axial est relié par le pharynx rudimentaire à la paroi ventrale du corps.

2° *Chez le mâle.* — Les produits sexuels mâles ont abandonné leur situation primitive dans le céphalothorax, au moment de la mise en liberté ; ils sont contenus à cette période de l'existence dans deux spermatophores. Au début de la vie libre et avant la mue, les deux spermatophores sont contenus dans les canaux déférents droit et gauche. Ils occupent les derniers segments thoraciques (3e, 4e et 5e) et leur extrémité distale est engagée dans la partie basilaire des appendices génitaux situés sur la face ventrale du premier segment de l'abdomen (v. plus haut).

Après la mue, les spermatophores s'engagent respectivement dans chacun des appendices du mâle et font saillie à leur extrémité (fig. 4 et 5).

Comme j'y ai fait allusion déjà, il existe une mue au début de la vie libre et pélagique. L'aspect du Monstrillide avant et après cette mue varie, quant aux appendices sétigères. La première enveloppe cuticulaire, l'externe qui doit tomber, engaîne la plus grande partie des soies antennaires, et, d'autre part, les soies des pattes thoraciques, ainsi que les grandes soies furcales, ne prennent leur aspect plumeux qu'après la chute de la cuticule externe. Celle-ci précède en quelque sorte la maturité sexuelle complète. La figure 1 montre une femelle avant la mue, les figures 2 *a* et 3 sont dessinées d'après des exemplaires qui ont mué.

3. Dimorphisme sexuel

Les différences sexuelles ont été signalées dans les pages qui précèdent, à propos de chacun des organes. Les individus mâles et femelles, ainsi qu'on a pu le voir, présentent un certain nombre de caractères qui leur sont propres ; toutefois il n'existe pas entre eux un dimorphisme bien considérable. Les deux sexes ont, en effet, le même genre de vie à l'état adulte, et les conditions de leur évolution sont les mêmes. Pour marquer nettement les différences sexuelles, j'ai résumé ci-dessous les caractères des individus adultes mâles et femelles de *Hæmocera Danae*.

ADULTE ♀ Taille de 2mm à 2mm4	ADULTE ♂ Taille de moitié plus petite 1mm à 1mm4
Corps épais ; céphalothorax renfermant les organes génitaux très développé, dont le contenu se vide après la ponte ; les parois du corps et le cordon nerveux ventral se rétractent alors au centre de la cavité céphalothoracique.	Le corps est grêle, élancé. Les testicules n'occupent qu'une faible place dans le céphalothorax et les produits sexuels l'ont abandonné lors de la mise en liberté.

Les muscles n'existent que dans la partie postérieure de cette région, dont la paroi est alors réduite à la cuticule chitineuse.	La musculature y est très puissante ; les globules huileux de réserve y sont abondants et l'aspect de cette région ne varie pas.
Antennes antérieures à 4 articles.	Antennes antérieures à 5 articles; le cinquième est transformé en pince pour la copulation.
Cinq paires de pattes thoraciques, la cinquième est peu développée.	Quatre paires de pattes thoraciques. la 5e manque totalement.
L'abdomen comprend, outre le segment génital et la furca, deux segments intermédiaires.	Il existe trois segments abdominaux entre le segment génital et la furca.
Segment génital avec une plaque chitineuse soutenant deux longues soies destinées à supporter le sac ovigère.	Segment génital présentant deux appendices cylindriques avec une partie basilaire très large. Les spermatophores sont portés par ces appendices.
Trois soies furcales.	Quatre soies furcales.
Les trois yeux n'occupent pas toute la largeur de la tête.	Les trois yeux sont plus développés que dans l'autre sexe. Ils occupent toute la largeur du céphalon, en avant du cerveau.
Le système nerveux ventral a l'aspect d'un cordon, sans renflement ganglionnaire.	Le système nerveux ventral présente des renflements ganglionnaires céphalothoraciques.

IV. LA FAMILLE DES MONSTRILLIDES

TAXIONOMIE

Mon intention n'est pas de faire, dans ce chapitre, la révision de la famille des Monstrillides, ce serait recommencer en grande partie ce qui a été fait d'une façon complète par Giesbrecht (**92**). Je prendrai donc, comme point de départ, le travail de cet auteur et j'y ajouterai les réflexions qui m'ont été suggérées par mes observations sur les Monstrillides adultes au point de vue de leurs caractères taxonomiques. Comme j'ai principalement étudié des espèces se rapportant au genre *Hæmocera*, que j'ai créé en 1896, je m'attacherai à justifier la nécessité de cette nouvelle coupe générique [1].

Les genres *Thaumaleus*, Kröyer.
Monstrilla, Dana.
Hæmocera, Malaquin.

C'est à Giesbrecht que revient le mérite d'avoir mis de l'ordre et de la clarté parmi les espèces déjà nombreuses dont beaucoup étaient insuffisamment connues ou faisaient double emploi ; cet auteur y a ajouté quelques espèces bien décrites. Bourne avait tenté, en 1890 (**90**, p. 574), une révision de ce groupe. Il avait classé les espèces connues d'après le nombre des soies qu'elles possèdent sur chaque branche furcale : il fit ainsi deux catégories d'espèces, les unes à trois soies, les autres avec six soies furcales.

Dans sa révision systématique, Giesbrecht précisa les caractères employés par Bourne, il les vérifia sur les espèces observées par ses devanciers et sur celles qu'il décrivit lui même. Il fit deux catégories d'espèces, la première resta dans le genre *Monstrilla* créé par Dana, et pour l'autre, il fit revivre l'ancien genre *Thaumaleus* oublié depuis Kröyer. Voici les diagnoses de ces deux genres d'après Giesbrecht.

[1] De même, je ne traiterai pas ici la question des caractères généraux de la famille, puisqu'ils ont été indiqués dans l'introduction au début de ce mémoire.

Genus Thaumaleus Kröyer

Il existe entre le segment génital et la furca, chez la ♀, un seul, chez le ♂ deux segments ; 5e paire de pattes thoraciques manquant complètement chez le ♂. Furca de la ♀ avec 3 soies ; furca du ♂ avec 3 ou 4 soies.

♀ Région antérieure du corps 4-segmentée; région postérieure 3-segmentée. Antennes antérieures 3-4 articulées. Pattes natatoires avec partie basilaire volumineuse, branches (exo- et endopodites) 3-articulées.

♂. Antennes antérieures 5-articulées avec géniculation entre le 4e et le 5e article ; appendice du segment génital bien développé.

Genus Monstrilla Danae

Très voisin de *Thaumaleus,* mais : bouche située plus en arrière; entre le segment génital et la furca, il existe 3 segments chez le ♂, tandis que chez la ♀ le premier des trois segments qui suivent le segment génital en est imparfaitement séparé et peut être même confondu avec lui ; la 5e paire de pattes thoraciques du ♂ se compose d'ordinaire d'une soie assez longue (ou bien d'une soie rudimentaire); l'appendice du segment génital du ♀ est peu développé.

Furca chez le ♂ et chez la ♀ ayant toujours 5 à 6 soies.

La *Monstrilla Danae* de Claparède, dont la ♀ a un abdomen qui possède deux segments entre le segment génital et la furca avec 3 soies furcales, et dont le mâle a trois segments abdominaux intermédiaires et 4 soies furcales, ne rentrait pas facilement dans le cadre de ces deux genres. Giesbrecht, en attendant une étude plus détaillée de ce Monstrillide, le plaçait provisoirement dans le g. *Thaumaleus,* parmi les espèces douteuses *(zweifelhafte Species)* en compagnie de *Th. typicus* Kröyer.

Non seulement les caractères de l'espèce décrite par Claparède sont bien ceux que je viens de résumer, mais plusieurs autres Monstrillides présentent des caractères semblables; j'en ai rencontré deux

autres formes ; et dans les descriptions antérieures, il en existe également qui présentent ces caractères. Ces différentes espèces qui ne rentrent ni dans le genre *Thaumaleus*, ni dans le genre *Monstrilla*, prendront place dans le nouveau genre *Hæmocera* [1] dont voici la diagnose.

Genus Hæmocera Malaquin (96)

Entre le segment génital et la furca, il existe chez la ♀ deux segments, chez le ♂ trois segments abdominaux intermédiaires. 5e paire de pattes thoraciques manquant complètement chez le ♂. Furca de la ♀ avec 3 ou 4 soies, du mâle avec 4 soies.

Antennes antérieures de la ♀ 4-articulées, du ♂ 5-articulées.

Appendice du segment génital du ♂ très développé.

Le tableau suivant résume les rapports et les différences des trois genres de la famille des Monstrillides.

		THAUMALEUS KROYER	HŒMOCERA MALAQUIN	MONSTRILLA DANAE
		—	—	—
Nombre des segments abdominaux intermédiaires entre le segment génital et la furca.	♀	1	2	3
	♂	2	3	3
Soies furcales.	♀	3	3-4	5-6
	♂	3-4	4	5-6
5e paire de pattes thoraciques du ♂.		0	0	1 soie plus ou moins développée.
Antennes antérieures.	♂	3-4	4	4
	♀	5	5	5
Appendice du segment génital chez le ♂.		bien développé	bien développé	peu développé
Situation de la bouche dans le céphalothorax.		en avant	en avant	au milieu

Comme ce tableau l'indique, les caractères qui différencient les trois

[1] Ce nom rappelle les appendices tentaculiformes, antennes postérieures modifiées, qui baignent dans le sang d'un hôte et y puisent la nourriture pendant toute l'existence parasitaire.

genres sont principalement tirés du nombre des segments abdominaux et du nombre des soies furcales. Ces deux catégories de caractères se complètent l'un par l'autre. Ils permettent de distinguer rapidement les trois genres.

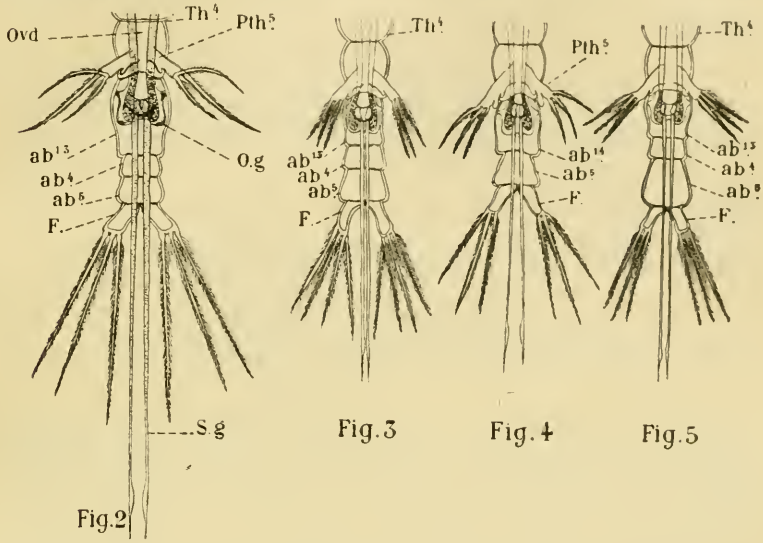


Fig. 2, *Hœmocera Danae* ; fig. 3. *H. filogranarum* ; fig. 4, *Thaumaleus germanicus* ; fig. 5, *H. roscovita*. Abdomen et cinquième somite thoracique d'individus femelles. Vue ventrale.

Th[1], 4e somite thoracique ; *Pth*[5], 5e paire de pattes thoraciques rudimentaire ; *ab*[1.2.3.4.5], somites abdominaux ; *F*, furca ; *Ovd*, oviducte ; *O. g*, orifice génital ; *S. g*, grandes soies génitales destinées à supporter le sac ovigère.

Espèces du genre *Hœmocera*.

Diagnoses.

Les différentes espèces qui peuvent rentrer dans le genre *Hœmocera* sont celles que j'ai observées vivant en parasites dans les petits Serpuliens des genres *Filograna* et *Salmacyna*. J'en ai trouvé infestant trois espèces d'Annélides.

H. Danae (Clpd) Malaquin

Syn. : *Monstrilla Danae* Claparède, 1863, Saint-Waast-la-Hougue.

— — non Mobius (1884 et 87),

— — Bourne, 1890, Plymouth.

— — Thompson, 1893.

♂ Avec trois soies furcales ; ♀ avec quatre soies furcales.

Segments intermédiaires abdominaux de même dimension chez la femelle (fig. 2.)

Habite le système vasculaire de *S. Dysteri* pendant l'existence parasitaire.

H. roscovita n. sp.

♀ Ayant également trois soies furcales comme la précédente ; le segment abdominal qui précède la furca est deux fois plus long que le précédent. (fig. 3.)

♂ Inconnu.

Habite la *Filograna setosa*, Langerhans. Roscoff.

H. filogranarum Malaquin

Syn. : *Th. filogranarum*, Malaquin, 1896, Pas-de-Calais.

H. — — 1897, —

♂ Avec 4 soies furcales ; ♀ avec 4 soies furcales. Les segments abdominaux intermédiaires sont de taille égale. Parasite de *Filograna implexa* (fig. 4.)

H. Ostroumowii Kricz.

Syn. : *Monstrilla Ostroumowii* Kriczagin, 1895. Mer Noire.

♀ Avec 4 soies furcales comme *H. filogranarum*, mais en diffère par la 5e patte thoracique qui présente un endopodite chez *H. filogranarum*, lequel n'existe pas sur le dessin de Kriczagin. De plus, chez *H. Ostroumowii* les antennes sont moins longues ; les soies furcales inégales, l'interne étant plus courte que les trois autres ; au contraire, chez *H. filogranarum*, les 4 soies furcales sont également longues.

Espèces du genre *Monstrilla* Dana

Je n'ai observé aucune des espèces se rapportant à ce genre ; j'indique ci-après la liste de celles que Giesbrecht admet dans son mémoire :

? *Monstrilla viridis*, Dana, 1848 (mer de Sulu).

— *anglica*, Lubbock, 1857, Weymouth, Firth of Forth... [1].

[1] Cette espèce considérée comme douteuse a été revue et étudiée par Timm (**94**).

? *Monstrilla helgolandica*, Claus, 1863, Helgoland.
— *longiremis*, Giesbrecht, 1892, Naples.
— *gracilicauda*, Giesbrecht, 1892, Naples.
— *grandis*, Giesbrecht, 1891 et 1892.

Espèces du genre *Thaumaleus* Kröyer

? *Thaumaleus typicus*, Kröyer, 1849, Drontheimsfjord.
— *longispinosus*, Bourne, 1890, Plymouth.
— — Giesbrecht, 1892, Naples.
— *Claparedii*, Giesbrecht, 1892, Naples. (Syn. : *Cymbasoma rigidum*, Thompson, 1888-1889).
— *reticulatus*, Giesbrecht, 1892, Naples.
— *Thompsonii*, Giesbrecht, 1892. (Synonymie).
— *germanicus*, Timm, 1893 et 1894, Helgoland.

J'ai rencontré cette dernière espèce à Roscoff, au moment où elle abandonnait son hôte, *Polydora ciliata*. De plus, J.-C. Thompson a bien voulu me communiquer des individus femelles de *Th. Claparedii* Giesbrecht, (*C. rigidum*, Thompson), et de *Th. Thompsonii*.

Thaumaleus germanicus Timm (fig. 4). J'ai observé un individu femelle de cette espèce au moment où il quittait son hôte, une *Polydora ciliata*.

Le principal caractère qui la distingue des autres espèces du genre est l'existence sur la cinquième paire de pattes thoraciques d'un endopodite bien développé, dépassant en longueur l'exopodite. Un certain nombre d'autres espèces du genre *Thaumaleus* présentent bien un endopodite sur cette partie (*Th. longispinosus*, *Th. Thompsonii*), mais il n'atteint pas la taille de celui de l'espèce de Timm.

Caullery et Mesnil ont rapporté également à *Th. germanicus* le Monstrillide parasite de *Polydora Giardi*.

*
* *

L'on ne connaît pas actuellement les deux sexes de toutes les espèces décrites. Si, pour rapporter les individus ♂ et ♀ des Monstrillides à une espèce déterminée, l'on se fiait à la capture simultanée

des individus des deux sexes, ou bien même si l'on se basait sur certains caractères morphologiques, tels que le nombre des soies furcales, l'on pourrait réunir, sous le même nom spécifique, la femelle d'une espèce et le mâle d'une autre espèce.

Ainsi prenons pour exemple *H. Danae* et *H. filogranarum*. L'une infeste *S. Dysteri*, la seconde infeste *Filograna implexa*. Or, ces Annélides habitent les mêmes fonds. Il peut donc se faire que l'on récolte un mélange des deux espèces bien distinctes par ce caractère facile à vérifier sur les ♀, que chez *H. Danae*, il existe trois soies furcales, tandis qu'il y en a quatre chez *H. filogranarum* ♀. Mais dans les individus mâles des deux espèces, le nombre des soies furcales est le même, quatre sur chaque branche de la furca. Comment faire le triage des mâles, si l'on n'a pas auparavant reconnu les différences minimes qui les distinguent et que l'on a pu apprécier, en se procurant les Monstrillides issus d'hôtes différents ?

Je crois donc que la liste des Monstrillides est susceptible de révision, et cette révision ne sera véritablement efficace que lorsque l'on aura étudié l'habitat parasitaire des différentes espèces et que l'on aura décrit le ♂ et la ♀ d'une espèce de Monstrillide infestant une espèce déterminée d'Annélide.

V. RAPPORTS TAXIONOMIQUES DES ESPÈCES ET DES GENRES PARASITES AVEC LES ANNÉLIDES QU'ILS INFESTENT

Le tableau suivant indique, d'une part, les Monstrillides et, d'autre part, les Annélides dont ils sont les parasites.

G. Monstrilla.	Hôtes inconnus.
Hæmocera Danae.	*Salmacyna Dysteri.*
» *filogranarum.*	*Filograna implexa.*
» *roscovita.*	» *setosa.*
Thaumaleus germanicus.	*Polydora ciliata.*
» »	» *Giardi* [1].

[1] De plus, dans la note citée plus haut, Caullery et Mesnil signalent un Monstrillide dans un Syllidien, mais sans y insister davantage.

Graeffe a récemment trouvé *M. rigida (Th. Claparedii Giesbrecht ?)* dans l'estomac d'un *Syllis* (1900).

Malgré l'insuffisance de nos connaissances à l'égard des autres espèces de Monstrillides et, en particulier, pour celles qui appartiennent au genre *Monstrilla*, l'on peut constater cependant que la distribution parasitaire des Monstrillides est constante et que des espèces déterminées sont parasites d'espèces d'Annélides déterminées.

Les trois espèces du genre *Hœmocera* que j'ai étudiées habitent toutes trois les Filogranes et Salmacynes, c'est-à-dire deux sous-genres de Serpuliens extrêmement voisins. D'autre part, *Th. germanicus* a été observé chez deux espèces du genre *Polydora*.

Cette répartition sera-t-elle constante, c'est ce que l'avenir nous apprendra. Mais si l'on peut émettre une hypothèse, en s'appuyant sur ce que l'on connaît actuellement, il est permis de croire que c'est parmi les différentes espèces du genre *Polydora*, ou chez les genres voisins de la famille des Spionidiens que l'on aura des chances de rencontrer les autres espèces du genre *Thaumaleus*.

Quant au genre *Monstrilla*, rien ne peut nous indiquer à présent le groupe que ses espèces infestent; peut-être les Serpuliens qui vivent si souvent en touffes sont-ils également leurs hôtes ?

DEUXIÈME PARTIE

LE DÉVELOPPEMENT

(Type : *Hœmocera Danae*)

I. INTRODUCTION A L'ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT

1. Résumé historique

Le caractère le plus remarquable des Monstrillides adultes est certainement l'absence du tube digestif et des appendices céphalothoraciques ; la plupart des auteurs qui les ont étudiés ont été frappés par ce caractère aberrant chez des Copépodes normaux à tous les autres points de vue.

Certains d'entre eux ont tenté de donner une explication de cette

structure en essayant de deviner l'existence antérieure du crustacé. Dana plaçait les *Monstrillidæ* avec les *Caligacea*, les *Lernaeacea* et les *Nymphacea*, dans son groupe de Copépodes parasites, les *Cormostomata*. Dans sa description de *M. Danae*, Claparède fit remarquer le peu de ressemblance des Monstrillides avec les formes parasites si modifiées des *Cormostomata*, et montra leurs affinités avec les Pontellides. Claus les range avec les Corycéides, et cette opinion fut admise par la plupart des auteurs qui vinrent ensuite. Giesbrecht les décrit, comme nous l'avons dit, avec ses Copépodes podopléodes, dans une famille spéciale, voisine des Cylopides et des Harpaticides, par conséquent, auprès des Copépodes libres, et cela en se basant principalement sur la morphologie générale de l'adulte.

Mais, cependant, à cause du caractère aberrant qu'ils présentent, la tendance générale est de les considérer comme des Copépodes se rattachant à des formes parasites ou semi-parasites. Bourne cependant s'élève contre cette manière de voir (**90**, p. 577). Selon lui, il est possible que ces Copépodes présentent des analogies avec les Ephémérides ; l'adulte peut être précédé par une larve pourvue de pièces buccales et du tube digestif, laquelle, après une succession de mues rapides, se développe en la forme sexuelle mûre, dont la seule fonction est la reproduction.

Dans son travail sur « *Monstrilla and the Cymbasomatidæ* » (**90**, p. 117), Thompson, examinant la possibilité du parasitisme, la repousse et accepte l'opinion de Bourne. « De l'absence complète, dit-il, des organes buccaux, on pourrait supposer que l'animal était un parasite suceur, dépendant d'un hôte pour sa nourriture ; la trompe cylindrique, terminée par une bouche que possèdent certaines espèces, semble appuyer cette hypothèse. Mais il faut noter que cette bouche est très rudimentaire et manque complètement chez les mâles de la plupart des espèces (lesquels sont aussi dépourvus d'yeux [1]) ; de plus, comme l'ont fait remarquer Claparède et Bourne.

[1] Nous verrons plus loin que cette absence d'yeux résulte de leur dégénérescence et non de leur absence chez l'adulte libre, après qu'il a mené, pendant un certain temps, une vie active sans prendre aucune nourriture.

tous les spécimens de *Monstrilla* recueillis jusqu'à présent, nageaient librement à la surface. Ainsi, la théorie de parasitisme n'est pas suffisamment justifiée et, pour le moment, j'incline à penser avec Bourne que peut-être ces crustacés présentent quelque analogie avec les *Ephemeridæ*... » Quelque temps après (**95** et **96**), Giard signalait le parasitisme d'un *Thaumaleus* sur une Annélide *Polydora Giardi*, d'après une préparation qui lui fut communiquée par M. Mesnil : « Le Crustacé, dit Giard, embrassait solidement, par « ses antennes préhensiles, le corps de la Polydore, dans lequel sa « trompe s'était enfoncée. En le détachant, une partie du tégument « de l'Annélide et un cirre dorsal restèrent adhérents à l'une des « antennes du parasite. Celui-ci ressemblait beaucoup au mâle de « *Thaumaleus longispinosus* Bourne... (**95**) ».

Dans une seconde note (**96**), Giard revient sur le parasitisme de *Thaumaleus* chez *Polydora Giardi* d'après un matériel plus abondant. Voici comment cet auteur indique les rapports du parasite et de son hôte.

« A première vue, dit Giard, le *Thaumaleus* parasite semble « plongé dans la cavité générale de l'Annélide. On croirait avoir sous « les yeux un cas de parasitisme interne. Une étude plus approfondie « prouve qu'en réalité le Copépode se comporte comme les Ento- « nisciens et comme un grand nombre de larves de Tachinaires. Il est « entouré d'une membrane appartenant à l'hôte et qu'il a refoulé en « grandissant comme une sorte d'amnios. Cette membrane demeure « en communication avec l'extérieur par l'ouverture d'entrée du « parasite. Je pense, sans pouvoir l'affirmer, que, dans le cas actuel, « la porte d'entrée est l'orifice externe d'un organe segmentaire, et « que le Copépode a déterminé une invagination de la paroi de la « néphridie, comme certaines larves de Tachinaires ayant pénétré « par les stigmates de leur hôte produisent une invagination de la « paroi du tronc trachéen. La membrane est intimement appliquée « contre le corps du crustacé dont elle suit tous les contours. »

Après quelques lignes consacrées à l'orientation et à la situation

du parasite dans l'Annélide, Giard ajoute : « Le rostre et ses dépen-
« dances sont les seules parties de l'organisme du *Thaumaleus* qui
« soient en contact direct avec l'hôte. Tous les exemplaires que nous
« avons vus étaient déjà complètement dépourvus de tube digestif.
« Mais au point buccal sont insérés deux longs appendices folii-
« formes, accuminés, d'une structure homogène. Ces appendices ont
« une longueur égale à celle du thorax, c'est-à-dire qu'ils mesurent
« à peu près la moitié de la longueur totale du Copépode. Ils sont
« plongés dans la cavité générale de l'hôte et généralement dirigés
« vers le haut au-dessus de la tête du parasite. »

Comme on le verra, d'après les descriptions qui vont suivre, mes observations sont en contradiction avec celles de Giard. Cela tient, je crois, à ce que cet auteur n'a vu le parasite qu'au terme de son évolution et qu'il est moins facile, à cette époque, de se rendre aussi bien compte de ses rapports avec l'hôte. Le parasite est interne, il est logé dans le système vasculaire de l'hôte et complètement isolé de l'extérieur sans trace de membrane ammotique.

Je crois, du reste, qu'après mes communications au congrès de l'Association française de Boulogne en 1899, M. Giard s'est rallié à mon opinion.

MM. Caullery et Mesnil, dans une démonstration au congrès de Cambridge, ont bien admis que le *Thaumaleus* parasite habite dans le système vasculaire de la *Polydora Giardi*[1] et, par conséquent, paraissent abandonner la théorie du parasitisme externe. Mais, dans les quelques lignes qui composent leur communication, ils ajoutent, en parlant de leurs préparations : « Les unes montrent le Copépode à l'intérieur de l'Annélide, dans un vaisseau sanguin ; les autres, le parasite sorti artificiellement de la Polydore, mais encore enveloppé dans son *sac ammotique* et muni de ses *deux suçoirs*. » Il est difficile de concilier la présence du Monstrillide dans un vaisseau avec l'existence d'un *sac ammotique* ; d'autre part, les organes, que les

[1] *Proced. of the International Congress of Zoology*, Cambridge 1898. — Demonstrations, p. 322.

auteurs appellent *suçoirs*, n'ont aucunement la fonction ni la structure d'organes suceurs.

Dans mes premières notes en 1896 et 1897, j'indique les rapports de l'hôte et du parasite ; son évolution dans l'intérieur du système vasculaire. Pour ne pas m'exposer à des redites, je me bornerai à transcrire ici le résumé de ma deuxième note (**97**), parce qu'elle provoqua une communication de Giesbrecht, et qu'à la suite de cette dernière, je dirigeais mes recherches dans une voie nouvelle qui m'amena à découvrir une des parties les plus curieuses de l'évolution des Monstrillides.

« La pénétration de l'embryon du Monstrillide dans l'hôte, disais-je en 1897, se fait à un stade voisin de *blastula*, tandis que chez les autres crustacés, le parasitisme de commence souvent qu'à un stade bien postérieur à la larve *Nauplius*.

« Il en résulte que les modifications adaptatives occasionnées par le parasitisme se font particulièrement sentir sur les premières phases de l'évolution, à l'inverse de ce qui a lieu chez les autres parasites : 1° les appendices primitifs du *Nauplius*, qui devraient le mieux résister à l'influence du parasitisme, sont précisément ceux qui sont transformés par l'adaptation chez la forme larvaire parasite correspondante du Monstrillide ; 2° les appendices et les organes acquis dans la suite de l'évolution parasitaire (yeux, appendices locomoteurs, abdomen), au lieu de présenter les modifications inhérentes à cette condition biologique, se développent au contraire d'une façon normale. Le parasitisme est donc pour le Monstrillide un moyen d'accomplir son évolution, et l'on serait presque tenté de considérer leur cas comme une sorte de *parasitisme évolutif*. »

Vient alors la note dans laquelle Giesbrecht affirme avoir observé le Nauplius de deux espèces de Monstrillides, dans le sac ovigère de la femelle. Il décrit ce Nauplius constitué normalement avec son œil en *X*, ses trois paires d'appendices, mais sans tube digestif.

Cependant j'étais certain de l'exactitude de mes observations ; les préparations que j'avais sous les yeux montraient à l'évidence des

embryons internes sans traces d'appendices, formés de cellules sphériques indifférenciées et qui se transformaient en une forme pourvue du début de deux ou trois paires d'appendices, dont les antennes antérieures articulées de l'adulte.

Malgré cette contradiction entre ce que j'observais et la communication de Giesbrecht, ou plutôt même à cause de cette contradiction, je poussais mes recherches dans une direction nouvelle. La logique m'avait fait dire que, du moment où une phase nauplienne interne était précédée par toute une série de stades dont le plus jeune était une masse ovalaire de cellules embryonnaires, c'est que la pénétration se faisait à un stade prénauplien. Et cela parce que (je le supposais du moins) il ne pouvait y avoir un premier stade nauplien externe, puis une masse indifférenciée et ensuite un deuxième nauplius parasite, cette interprétation étant contraire à ce que l'on sait de la marche générale de l'ontogénèse et de son irréversibilité. Eh bien, j'eus tort en voulant être trop logique, car la suite me montra que l'ontogénèse des Monstrillides ne se soucie pas d'être d'accord avec les lois que nous voulons imposer au développement des êtres. C'est ce que j'ai montré dans ma dernière note (**1900**) et c'est ce qui va faire l'objet des chapitres suivants.

2. L'Hôte parasité (*Salmacyna Dysteri* Huxley)

Avant de commencer l'étude du développement du Monstrillide, il est utile d'indiquer au moins succintement ce qu'est l'hôte dans lequel il doit évoluer. Je vais donc décrire en quelques lignes l'organisation de l'Annélide infesté par *H. Danae*, et en particulier le système vasculaire que cette dernière habite pendant une longue période de son existence.

La *Salmacyna Dysteri*, Huxley, est un Serpulien dont les tubes calcaires blancs très délicats sont juxtaposés ou enchevêtrés pour former une colonie élégante que l'on peut comparer, par son aspect avec un polypier. Ces colonies peuvent être composées d'un petit nombre de tubes rampants, ou peu élevés ; c'est le cas ordinaire des

formes que l'on rencontre sur les rochers de la côte ou sur les algues à basse mer (Pas-de-Calais, Bretagne). Mais dans les fonds du détroit du Pas-de-Calais, les touffes sont plus volumineuses; certaines atteignent une grande taille, et le nombre des tubes qui les composent et par conséquent le nombre des Salmacynes qui les habitent est considérable [1].

Dans certains points du Pas-de-Calais, le fond est couvert de ces colonies que la drague ramène, soit par fragments, soit entières avec les roches qui leur servent de support.

Cet habitat dans des tubes fixés obligeant l'hôte à une vie sédentaire, cette réunion en grosses touffes parfois réparties surtout un fond en grande abondance, constituent deux conditions excellentes pour les parasites qui doivent les rechercher afin de vivre à leurs dépens.

Lorsque ces petits Serpuliens sont au repos, leurs branchies pennées et une partie du corps, de couleur rouge, font saillie hors du tube (pl. II, fig. 13 *c*). Les dimensions de *S. Dysteri* sont naturellement variables avec l'âge, elles le sont aussi avec l'état de la reproduction; l'on sait que ces Annélides se reproduisent par scissiparité. La longueur moyenne est de 4 à 5^{mm}, branchies comprises; quelques grands exemplaires atteignent pourtant 6 à 7^{mm}.

La Salmacyne présente une coloration rouge vermillon plus intense dans la région thoracique, plus diffuse dans la région moyenne et très faible sur les branchies où elle est presque absente. L'intensité de la coloration varie selon les points où l'on récolte les colonies ; elle est moins intense sur celles de la côte, et chez ces dernières elle est moins franchement rouge.

Forme générale [2]. — Le corps se partage en trois régions : 1° l'antérieure ou *thorax*, plus large avec les branchies qui émergent de la tête ; 2° l'intermédiaire, lisse, dépourvue de soies [3] ; 2° la

[1] Dans certaines grosses touffes, j'estime de 30 à 40,000 le nombre des tubes.

[2] V. les différentes figures de la pl. III pour la forme et l'organisation générale de la Salmacyne.

[3] Cette région allongée, insegmentée en apparence provient d'un certain nombre de segments dont les soies ont disparu.

postérieure ou *abdomen*, formée d'anneaux de largeur un peu inégale.

Le segment céphalique fait saillie entre les deux troncs branchiaux droit et gauche ; cette région est couverte de longs cils vibratiles. Elle porte des taches oculaires indiquées par un pigment brun (pl. IV, fig. 19). Elle est précédée de deux filaments ciliés, cylindriques, ressemblant aux barbules des branchies, mais plus longs qu'eux. Antérieurement et ventralement, l'œsophage se prolonge sous le lobe céphalique et se termine par la bouche ; l'orifice néphridien unique est situé dorsalement et termine en avant de la région céphalique le tube néphridien cilié qui court dorsalement au-dessus du cerveau et qui résulte de la réunion des deux organes néphridiens bruns, terminés en cœcum dans les premiers segments thoraciques.

Les branchies, au nombre de huit, sont symétriques. Elles procèdent d'un tronc cylindrique commun inséré de chaque côté de la tête. Chacune d'elles est formée d'un axe portant, du côté interne, deux rangées de barbules ciliées, cylindriques, au nombre de 12 à 20 paires ; sur le côté interne sont disséminés des amas glandulaires de couleur grisâtre. Chacune des branchies se termine à son extrémité distale par une massue cylindrique formée principalement de cellules glandulaires entremêlées de cellules sensorielles à cils raides.

Le *thorax* comprend de 7 à 9 segments parfois asymétriques ; il présente latéro-dorsalement une production lamelleuse épithéliale, la *membrane thoracique*. Celle-ci est plus développée en avant qu'en arrière, elle se reploie sur la face dorsale et ses deux lobes se continuent en avant et ventralement avec la *collerette* qui est son prolongement, entourant la région céphalique comme une collerette véritable ouverte sur la ligne dorsale. Les différents segments du thorax portent les deux sortes de soies des Serpuliens, c'est-à-dire des soies longues, limbées ou géniculées sur le parapode dorsal et des soies courtes ou plaques onciales sur le parapode ventral.

La *région intermédiaire* est dépourvue de soies. Elle s'étend sur une longueur correspondant à plusieurs anneaux. Les téguments de cette partie du corps sont particulièrement minces, peu musculaires.

L'*abdomen* comprend des segments sétigères avec soies cylindriques ventrales, soies courtes dorsales et dont la disposition est, en conséquence, inverse de celle des segments thoraciques. Cette région présente un nombre d'anneaux extrêmement variable, selon l'âge et selon l'époque de la reproduction asexuelle ou sexuelle. C'est en effet dans cette région que, d'une part, sont situés les organes génitaux ♂ ou ♀, et que, d'autre part, se fait la reproduction schizogonique [1].

Tube digestif. — Cet organe s'étend en droite ligne de la bouche, portée sur un prolongement ventral céphalique, à l'anus, situé sur le dernier segment de l'abdomen. L'œsophage, ou mieux le pharynx, est très nettement distinct de l'intestin proprement dit. Au point de rencontre de ces deux parties, les parois pharyngiennes se prolongent légèrement en arrière, formant une sorte de cul-de-sac annulaire. Puis l'intestin parcourant le thorax se dilate dans la région intermédiaire, s'étend dans toute la longueur de l'abdomen avec un calibre à peu près uniforme ; toutefois, il présente quelques faibles sinuosités variables avec l'état d'extension de l'Annélide.

Le *système nerveux* est construit sur le plan de celui des Serpuliens, mais avec une plus grande simplicité.

Les *téguments* comprennent : une cuticule mince, un épiderme, une couche peu développée de muscles circulaires, les muscles longitudinaux disposés en quatre bandes, et enfin l'endothélium péritonéal du cœlome. En un mot, c'est la constitution typique des parois du corps, chez les Annélides, avec cette particularité commune aux Annélides tubicoles de petite taille que l'épaisseur en est très faible.

Système circulatoire. — Cette partie de l'organisation demande

[1] V. A. Malaquin. La formation du Schizozoïte chez les Filogranes et les Salmacynes in. C. R. Ac. Sc. 16 décembre 1895.

une étude plus détaillée, puisque c'est dans les troncs sanguins de la Salmacyne que le Monstrillide parasite doit évoluer. (Voir les différentes figures de la pl. III, particulièrement la fig. 13 : pl. IV, fig. 19 ; pl. VII, fig. 85, etc.)

L'appareil circulatoire de la Salmacyne est construit sur le plan assez uniforme de l'appareil circulatoire des Serpuliens[1], mais avec le caractère de simplicité que l'on trouve dans l'organisation primitive de ce petit groupe de Serpuliens *(Salmacyna* et *Filograna).*

Le sang est de couleur verte ; grâce à cette coloration, l'on peut suivre assez facilement les troncs vasculaires et lacunaires.

Chaque branchie est parcourue par un seul tronc vasculaire, *v. br.*, d'où se détachent symétriquement des petits vaisseaux qui se rendent dans chaque paire de pinnules ou barbules ; chacune de ces dernières ne renferme qu'un seul vaisseau. L'appareil branchial étant formé, comme nous l'avons vu, de deux groupes de quatre branchies, avec chacun une base commune insérée sur la région céphalique, il existe quatre vaisseaux branchiaux venant se fusionner à la base de chaque groupe branchial, et les troncs vasculaires droit et gauche, issus des groupes branchiaux, descendent vers la tête, contournent le cerveau latéralement et viennent se réunir en arrière de celui-ci. Ils forment donc une sorte de boucle post-cérébrale.

De cette partie commune partent cinq troncs ainsi répartis ; 1° un médian dorsal ; 2° deux latéro-dorsaux ; 3° deux troncs qui contournent le pharynx et se réunissent ventralement pour former le *vaisseau ventral.*

Les vaisseaux dorsal et latéro-dorsaux n'ont qu'un parcours très restreint ; ils se jettent immédiatement dans le *sinus péri-intestinal.* Ce dernier entoure complètement l'intestin depuis le point où le pharynx se joint à ce dernier dans le 2e-3e segment thoracique.

[1] Voir principalement les travaux suivants pour la description de l'appareil circulatoire de cette famille :

Claparède : *Recherches sur la structure des Annélides sédentaires*, in : Mém. Soc. Phys. et Hist. nat., Genève 1873.

E. Meyer : *Studien über den Kœrperbau der Anneliden*, in : Mitth. Zool. Stat. Neapel, VII, 1886-1887.

jusqu'à l'extrémité postérieure du corps. Ce sinus est compris chez les Salmacynes et les Filogranes entre la couche endothéliale splanchnopleurique du cœlome et l'épithélium de l'intestin. Comme chez les Annélides de petite taille et à organisation très primitive, les parois intestinales ne comportent ici que ces deux couches, sans intercalation d'un feuillet musculaire.

Ce sinus péri-intestinal correspond au *vaisseau dorsal*, aux deux points de vue physiologique et morphologique.

Les deux vaisseaux qui partent de la boucle céphalique et qui se dirigent inférieurement pour former un collier vasculaire péripharyngien aboutissent, comme je l'ai indiqué plus haut, au *vaisseau ventral*.

Ce dernier se distingue difficilement dans l'examen de l'animal vivant ; il se confond avec le sinus péri-intestinal contre lequel il repose. Dans les exemplaires parasités, il est fortement distendu et c'est ce qui explique qu'il semble se confondre, dans les différents dessins de la planche III, avec la lacune péri-intestinale. En réalité, comme le montrent les coupes, on retrouve toujours la mince membrane qui les sépare (fig. 85, *Vv*).

Du tronc vasculaire ventral partent des vaisseaux latéraux situés en arrière de chaque segment, et qui se terminent en cul-de-sac (fig. 13, pl. III, fig. 85, pl. VII).

Telle est la structure du système sanguin. C'est en quelque sorte le cadre schématique du système vasculaire des Serpuliens plus perfectionnés, chez lesquels de nombreux troncs secondaires vascularisent les différentes régions du corps (téguments, membrane thoracique, etc.).

C'est à peu près toujours *dans le vaisseau ventral que le parasite évolue ;* il est presque exceptionnel *qu'il soit logé dans d'autres points* (vaisseaux branchiaux, vaisseaux de la région antérieure) ; cependant j'en ai observé plusieurs cas.

Organes génitaux. — La Salmacyne est hermaphrodite ; on sait d'autre part qu'elle peut se reproduire par scissiparité, mais les deux

modes de reproduction, asexué et sexué, s'excluent chez un même individu.

Les éléments sexuels mâles sont produits dans les premiers segments abdominaux. Ils occupent deux à cinq anneaux.

Les ovules sont produits dans les segments qui suivent, et la région ovarienne est contiguë à la région testiculaire ; elle occupe 6 à 10 segments. Les ovules, de grande taille et par conséquent, peu nombreux, sont de couleur rouge vermillon, et ils donnent une coloration intense à cette partie du corps lorsqu'ils sont développés.

Dans la reproduction asexuée, c'est la partie postérieure qui se détache après avoir bourgeonné une région céphalique nouvelle ainsi que les premiers anneaux thoraciques. (V. A. Malaquin, *loc. cit.*)

Comme on le voit par les exemplaires parasités qui ont été représentés dans la planche III, c'est surtout dans la région génitale et abdominale que se trouvent placés le ou les parasites.

II. LES PREMIERS PHÉNOMÈNES ONTOGÉNIQUES

1° Développement de l'Œuf dans le Sac ovigère jusqu'au Nauplius a l'Éclosion

Les premiers phénomènes du développement s'accomplissent dans le sac ovigère porté sur les longues soies abdominales de la femelle. Cette dernière, on le sait, mène l'existence des Copépodes libres, et on la rencontre dans les pêches pélagiques de surface. L'œuf se développe donc dans les mêmes conditions que celui de tous les Copépodes libres ; de même que chez beaucoup de ces derniers, il évolue en la larve caractéristique, le *Nauplius*. Ce dernier présentera le caractère du Nauplius des copépodes avec certains caractères particuliers au type Monstrillide.

Le matériel que j'ai pu obtenir n'est pas considérable. Malgré l'abondance des individus adultes qui éclosent dans les bacs, il ne m'a été possible d'observer les premiers phénomènes de l'ontogénèse

que chez deux femelles pourvues de leur sac ovigère (l'une d'elles a été représentée pl. II, fig. 3). J'ai mis parfois en observation dans ces mêmes bacs plusieurs centaines de mâles et de femelles ; j'ai renouvelé maintes fois cette expérience, dans les différentes saisons que j'ai consacrées à mes recherches, sans obtenir de résultat satisfaisant. Ces individus vivaient plusieurs jours et mourraient sans se reproduire. Les conditions de l'observation étaient sans doute défectueuses ; heureusement, j'ai pu capturer, en pêche pélagique, entre autres exemplaires, une femelle de *Hœmocera Danae*, ayant encore une vingtaine d'œufs très avancés dans leur développement et qui me permirent d'observer la larve Nauplius du Monstrillide [1].

L'œuf. — L'œuf est de petite taille, 0,050 de diamètre ; il est de couleur verte, assez transparent et ne renferme que peu de lécithe.

Segmentation. — La segmentation est totale ; les quelques phases que j'ai observées ne me permettent pas d'en donner une description étendue, et ce n'est pas, du reste, l'objet de ce travail. Ce que j'en ai vu m'incline à croire qu'il y a, entre la segmentation de l'œuf de *H. Danae* et celle de *Cetochilus*, observée par Grobben [2] de grandes ressemblances. J'ai observé, entre autres, des phases de la segmentation en tout semblables à celles figurées par Grobben dans sa planche I, figure 11, et planche II, fig. 15.

Les œufs de la femelle capturée en pélagique, dont il a été question plus haut, étaient très avancés. Il n'en restait qu'une vingtaine, les autres avaient sans doute été disjoints pendant la pêche et pendant les diverses manipulations subies avant l'examen. Peut-être aussi avaient-ils abandonné le sac ovigère sous la forme Nauplius, Ces œufs avaient la structure de l'embryon représenté dans la figure 7 de la planche II ; après les avoir isolés, l'un d'eux parvint à rompre l'enveloppe vitelline et à présenter des mouvements natatoires sous la forme nauplienne (fig. 8).

[1] J'ai reçu de M. I.-C. Thompson deux exemplaires de *Thaumaleus rigidus*, avec des œufs, les uns en segmentation, les autres à un stade avancé, pré-nauplien.

[2] C. Grobben, *Die Entwicklungsgeschichte von Cetochilus australis* ; in : Arb. Zoolog. Institute der Univ. Wien, tome III, 1880.

Le Nauplius avant l'éclosion. (fig. 7) — Les œufs développés et encore fixés aux soies génitales de *Hæmocera Danae*, ont un diamètre de 0,050 ; la membrane vitelline est nettement détachée du corps de l'embryon, ce dernier est encore sphérique. On y distingue les trois paires d'appendices naupliens, serrés les uns contre les autres, leurs extrémités libres dirigées vers les parties latérales du corps. L'œil nauplien consiste en une double bande de pigment formant les futures branches de l'X ; mais ces deux bandes au lieu d'être écartées par leurs extrémités sont complètement juxtaposées dans toute leur étendue.

L'examen par transparence ne montre pas de tube digestif, mais un amas de lécithe de couleur verte, sous forme de globules sphériques disposés en trois bandes inégales : deux latérales et une médiane qui se confond en arrière avec les deux autres. Cette disposition ne se voit nettement que si l'on observe l'embryon de face. Plus tard, les deux bandes latérales seules persistent, l'amas lécithique médian se confondant de plus en plus en arrière avec les bandes latérales. A ce stade, il n'y a donc pas trace de tube digestif, et l'endoderme est représenté par un amas cellulaire indifférencié qui renferme le lécithe.

Cependant, il existe une différenciation histologique interne et dont la nature est : 1° neuro-sensorielle pour l'ébauche de l'œil et l'amas nerveux sous-jacent ; 2° musculaire, que l'on aperçoit sous forme de stries et dont il va être question dans les lignes qui suivent.

Ces embryons remuent dans leur enveloppe : conservés dans une chambre humide, ils continuèrent à se développer, et l'un d'eux présenta des mouvements de natation, entraînant avec lui les restes de l'enveloppe vitelline.

Le Nauplius à l'éclosion (pl. II., fig. 8). — Comme je l'ai signalé plus haut, Giesbrecht a observé le Nauplius de *Thaumaleus longispinosus*, ainsi que d'une autre espèce indéterminée (**97**). Mes observations sur la larve de *H. Danae* concordent avec celles de

cet auteur ; j'ajouterai, dans ma description, quelques détails relatifs à la morphologie et à la structure interne.

Le corps s'est allongé, il est de forme ovalaire long de 0m055, large de 0m035 environ. Ces dimensions sont toutes relatives, car, tout au début de l'éclosion, le corps est presque sphérique, l'augmentation de la longueur et la diminution correspondante de la largeur se font d'une façon progressive.

Les trois paires d'appendices naupliens sont présents, mais avec quelques modifications particulières.

Les *antennes antérieures* (*Nan*[1]) comptent trois articles, dont le dernier porte des soies tactiles raides, dirigées dans le sens de l'appendice.

Les *antennes postérieures* (*Nan*[2]) sont biramées. Une partie basilaire commune supporte l'exopodite et l'endopodite. L'exopodite est formé de deux articles : sur le premier s'insère une longue soie grêle, sur le second, plusieurs soies de tailles inégales. L'endopodite n'a qu'un article, avec une forte soie, légèrement recourbée à sa pointe et dirigée à peu près perpendiculairement à l'axe de l'appendice. Giesbrecht signale chez *Thaumaleus longispinosus* une soie de ce genre.

Les *Mandibules* (*N*, *md*) sont formées de deux articles, l'un basilaire, l'autre distal transformé en un crochet puissant que Giesbrecht compare à une pince de Scorpion [1].

Le corps porte, en arrière, les deux soies furcales caractéristiques du Nauplius de Copépode.

L'œil frontal a pris sa forme caractéristique en *X* ; il est de grande taille et ainsi constitué : à droite et à gauche, dans la concavité des branches, existent deux lentilles refringentes ; en avant, entre les deux branches de l'*X*, existe également une lentille. Cet œil repose sur une masse claire, de couleur verdâtre, représentant l'amas nerveux sous-jacent.

[1] Cet auteur signale en outre quelques soies sur la base de la mandibule et qui représenteraient peut-être l'endopodite. Je n'ai pas vu de soies semblables, mais elles peuvent néanmoins apparaître dans la suite.

Le système musculaire est constitué par des fibres striées qui forment deux bandes longitudinales, à direction oblique, s'écartant l'une de l'autre vers l'avant. Assez nettes pendant leur trajet dans l'intérieur du corps, les fibres se perdent à la base des divers appendices où elles se continuent vraisemblablement. Mais il est possible qu'on ne pouvait les y suivre, parce que leur état de différenciation n'était pas encore assez avancé dans l'intérieur des membres.

Enfin, pas plus que Giesbrecht, je n'observe de bouche, ni de tube digestif. On remarque encore dans l'intérieur du corps les deux bandes lécithiques reconnaissables à leur couleur verte, sans trace autour d'elle d'un organe à forme définie, ce qui indique (et nous en verrons plus loin la confirmation) que les éléments internes sont toujours indifférenciés. Nous retrouverons pendant longtemps, jusque dans l'embryon parvenu dans le système sanguin de l'Annélide, ces globules vitellins faciles à distinguer, grâce à leur couleur et à leur réfringence.

En résumé, les éléments histologiques internes sont les uns différenciés, les autres indifférenciés. Les premiers comprennent : 1° l'œil nauplien et la masse nerveuse sous-jacente ; 2° les fibres musculaires striées ; les autres sont formées de cellules sphériques très petites (2 à 3 μ dans un embryon *prénauplien* de *Th. rigidus*) englobant les sphérules vitellins.

2. Comment le Nauplius arrive sur l'hôte

Le Nauplius ainsi produit par les phénomènes ontogéniques ordinaires est peu apte à mener une existence pélagique. Il est mal organisé pour une locomotion rapide et active et surtout il ne peut vivre pendant une durée bien longue puisqu'il est dépourvu de tube digestif.

Or, ce Nauplius doit, pour évoluer, rencontrer un hôte déterminé : la *Salmacyna Dysteri*, dans le cas de *Hœmocera Danae*. Si cette larve n'a que ses propres moyens, c'est-à-dire des appendices bien imparfaits au point de vue locomoteur, il est à présumer que bien

peu parmi celles qui éclosent arriveront au lieu d'élection si la route à parcourir est un peu longue.

Il est permis de supposer, pour les différentes raisons que je vais exposer, que la femelle vient apporter ses larves et pour ainsi dire « semer » sa progéniture au-dessus des touffes de Salmacynes. Ce n'est là qu'une supposition, et l'on pourrait m'objecter que l'observation directe est plus probante que des raisonnements inductifs. C'est aussi mon avis, et j'ai tenté l'observation expérimentale dans les bacs d'élevage ; mais, comme je l'ai dit déjà, je ne suis guère arrivé à des résultats satisfaisants dans l'élevage des Monstrillides adultes.

Il est facile à la femelle de transporter ses larves, grâce à sa locomotion active, au-dessus des colonies de Serpuliens ; ses organes des sens bien développés lui permettent de choisir, en quelque sorte, les hôtes et d'y déposer sa progéniture. Voilà pour la possibilité du phénomène. Voyons maintenant les faits constatés, qui permettent de croire que son existence est vraisemblable.

1° J'ai observé à maintes reprises de très jeunes embryons parasites, encore dans les téguments de l'Annélide et par conséquent ayant, depuis peu, pénétré dans l'hôte. Ces formes embryonnaires sont parfois groupées sur une région très circonscrite d'un même individu et elles y sont manifestement parvenues en même temps.

2° Il est fréquent de constater plusieurs embryons parasites évoluant synchroniquement dans le système vasculaire de l'hôte commun. Certaines Salmacynes hébergent ainsi de cinq à huit parasites, et même plus, d'âges peu différents. Une Salmacyne présenta une fois 14 embryons, peu avancés et à peu près semblables, quant à la structure et à la taille. Ils avaient dû pénétrer à la même époque.

Ces observations, qui montrent que les larves de Monstrillides peuvent se rencontrer en assez grand nombre sur un même hôte, seraient difficiles à expliquer par une arrivée en bande de larves disséminées par la femelle à une assez grande distance de la colonie de Serpuliens.

D'autre part il est facile de constater la ressemblance des soies génitales de la femelle avec les oviscaptes de certains insectes. L'on ne conçoit pas que des appendices de ce genre, avec leur pointe acérée et le renflement qui la précède, soient destinés uniquement à supporter des œufs, tandis que chez tous les autres Copépodes pareilles productions n'existent pas. Les soies de la femelle du *Thaumaleus longispinosus* sont remarquables à ce point de vue, par leur longueur qui dépasse celle du corps tout entier. A moins de considérer ces appendices sétigères comme un luxe ornemental et inutile, l'on peut se demander à bon droit s'ils ne servent pas à l'introduction des larves dans les tubes habités par les Annélides, hôtes des Monstrillides. Et à ce point de vue, si cette supposition très vraisemblable, est confirmée par les observations ultérieures, il est très probable que l'hôte de *Th. longispinosus* est une Annélide qui se rétracte dans un tube allongé, cette particularité nécessitant les dimensions exceptionnelles des soies ovigères de l'espèce en question.

III. LE PARASITISME

1. La pénétration

Le Nauplius doit donc parvenir sur la Salmacyne, pour accomplir son évolution ultérieure dans le système sanguin de l'Annélide. Il faut en conséquence que la larve du Monstrillide traverse les tissus de l'hôte ; autrement dit, il faut, pour qu'elle parvienne dans un vaisseau, qu'elle se fraye un chemin à travers les téguments composés de la cuticule, de l'épiderme, des muscles circulaires et (selon la région) des muscles longitudinaux, et enfin de l'endothélium somatopleurique ; puis elle traversera la cavité générale et ne sera plus séparée du liquide sanguin que par la mince membrane endothéliale du tronc vasculaire.

Pendant longtemps, le stade le plus précoce que j'ai observé était représenté par des embryons parasites situés encore dans l'épiderme, simplement recouverts par la cuticule mince de l'Annélide et dont la

pénétration était évidemment toute récente. La structure de ces embryons formés d'éléments cellulaires indifférenciés, sphériques, me fit longtemps supposer, pour les raisons que j'ai déjà indiquées et qui apparaîtront plus nettement dans le cours de cet exposé, que la pénétration était prénauplienne. La communication de Giesbrecht en 1897, signalant l'existence du Nauplius dans l'ontogénèse de deux espèces de Monstrillides, et d'autre part la constatation d'un œil en forme d'X bien conservé chez certains embryons parasites, ne me permirent plus de douter qu'il y avait dans l'évolution des crustacés que j'étudiais une série de phénomènes dont la succession bouleverse les règles normales de l'ontogénèse. Cependant il fallait faire l'observation décisive, constater la forme sous laquelle la larve du Monstrillide pénètre dans l'hôte. Après l'examen suivi, pendant plusieurs années, de milliers de Salmacynes prises dans des colonies infestées, je vis un Nauplius en voie de pénétration, au moment où aucun doute n'était permis sur ses desseins : une partie de son corps était engagé dans le Serpulien, et l'autre partie était encore extérieure.

a) *Le Nauplius en voie de pénétration* [1]

La larve nauplienne que j'observais au moment où elle entrait dans les tissus de la Salmacyne était fixée sur la membrane thoracique, en un point indiqué par l'embryon n° 1 de la fig. 13 (pl. III), c'est-à-dire vis-à-vis de l'espace compris entre les soies dorsales du 3e et du 4e segments thoraciques

Le Nauplius avait, à ce moment, le tiers antérieur du corps engagé dans l'épaisseur de la membrane thoracique, entre les deux lames épithéliales qui la composent (v. pl. II, fig. 9). Son œil en X, très net, volumineux, le rendait de suite reconnaissable avec la masse verdâtre sous-jacente et légèrement rejetée en arrière. Il présentait, du reste, les deux lentilles réfringentes latérales et la lentille antérieure comprise entre les deux branches de l'X, c'est-à-dire la taille et la structure sans altération de la larve récemment éclose.

[1] V. pl. III, fig. 13, n° 1 ; pl. II, fig. IX ; Microphotogr., pl. VIII, fig. 1 et 2.

Les antennes antérieures, précédant le corps, étaient engagées dans l'intérieur des tissus. Elles présentaient des mouvements actifs : ces appendices étaient vigoureusement projetés dans les tissus de l'hôte, et ces mouvements fréquemment répétés paraissaient jouer un rôle prépondérant dans la pénétration de la larve à l'intérieur des téguments. Les soies raides portées sur le dernier article étaient facilement visibles. Sur un côté, l'on pouvait remarquer des vestiges d'un appendice articulé dont je n'ai plus ensuite retrouvé de trace après fixation, ce qui semble indiquer que cet appendice n'était pas engagé dans les téguments de la Salmacyne. Il représentait l'une des deux antennes postérieures, l'autre avait disparu. Les mandibules nauplienne, avec leur forme en crochet, étaient fixées sur le bord de la membrane thoracique et maintenaient solidement la larve monstrillienne.

Le corps tout entier présentait lui-même des mouvements d'oscillation latérale qui se manifestaient sur la partie postérieure restée en dehors des téguments. Les périodes de mouvement oscillatoire étaient séparées par des périodes de repos, et leur action avait évidemment pour résultat de favoriser l'introduction lente de la partie de la larve encore extérieure. Cette dernière était revêtue par la cuticule nauplienne fripée et plissée en arrière ; les soies furcales étaient tombées. La partie antérieure du corps était débarrassée, au contraire, de cette cuticule ; de sorte que les éléments cellulaires de la larve étaient en contact immédiat avec les éléments histologiques de l'hôte.

Les deux bandes lécithiques de couleur verte étaient disposés parallèlement en arrière de l'œil.

Pendant l'observation qui dura environ 2 heures, le Nauplius gagna à peu près un deuxième tiers de sa longueur dans l'intérieur de la membrane thoracique, ce qui semblerait indiquer une durée totale de pénétration assez courte. Mais les conditions dans lesquelles je faisais l'observation (n'ayant pu la prévoir), sous un couvre-objet, ne me permirent pas de la prolonger. Les mouvements du Nauplius en pénétration se ralentirent et, craignant de perdre le materiel, je

fixais la Salmacyne et son compagnon, pour les colorer et les monter *in toto*, ce qui me permit de compléter ou plutôt de vérifier la structure de cet embryon, tout à fait identique en effet, à celle d'embryons situés dans les téguments et pour l'étude desquels j'avais un matériel et des coupes nombreuses.

C'est cette préparation que j'ai photographiée (pl. VIII, fig. 1 et 2), à titre de document, afin qu'aucun doute ne soit permis sur cette observation d'importance fondamentale pour toute la suite du développement.

En résumé, la pénétration a lieu au stade Nauplius. Il n'existe pas d'organe spécial de perforation pour faciliter l'entrée de cette larve dans un hôte. Les mandibules transformés en crochets servent à la fixation de la larve monstrillienne sur les téguments de l'hôte. Les antennes postérieures, qui ont gardé la forme biramée d'organes natatoires, tombent. Les antennes antérieures, malgré l'absence de modifications spéciales sont les principaux agents de la pénétration par leurs mouvements actifs de projection dans l'intérieur des téguments. La cuticule reste dehors ; d'autre part nous allons voir que dans l'embryon interne, mais encore superficiel, on ne retrouve plus aucun des appendices naupliens.

La délicatesse des tissus tégumentaires de la Salmacyne rend du reste cette perforation extrêmement facile, et l'on conçoit qu'il ne soit pas indispensable pour le Nauplius de posséder des armes puissantes pour s'ouvrir un chemin dans des tissus aussi peu résistants. Nous allons du reste suivre l'embryon interne dans le trajet qu'il parcourt pour arriver au vaisseau sanguin ; aucun appareil de perforation n'existe sur le corps de cet embryon sans appendices et sans enveloppe périphérique.

b) *De l'épiderme au vaisseau sanguin*

Dans les colonies de Salmacynes infestées par les Monstrillides, l'on trouve, au moins en août et septembre, toutes les phases de l'évolution parasitaire ; parfois une même Annélide peut héberger

plusieurs parasites montrant les phases successives, depuis la pénétration dans l'épiderme jusqu'au vaisseau sanguin. Mais lorsque l'embryon parasite est encore dans les téguments ou lorsqu'il vient de pénétrer dans le système vasculaire, sa taille très petite, son absence presque complète de coloration, le rendent difficile à distinguer dans l'observation sur le vivant. C'est presque toujours dans des coupes faites en vue de l'étude d'embryons plus avancés que j'ai rencontré les stades jeunes. Ces derniers sont nombreux chez certains exemplaires, et l'on peut suivre les différentes phases du parcours de l'embryon dans les diverses régions de l'hôte.

Dans la figure 13 de la planche III, j'ai représenté un certain nombre d'embryons dans les diverses régions du corps, en m'attachant à n'indiquer que ceux dont il sera question dans ce chapitre.

Parmi les embryons déjà parvenus dans les téguments, il faut faire deux parts : 1° ceux qui sont dans des conditions favorables pour parvenir au lieu d'élection ; 2° ceux qui, pour une cause quelconque, sont arrêtés en un point de leur parcours et présentent des symptômes de dégénérescence.

Embryons en dégénérescence. — Il n'est pas toujours possible de dire avec certitude que tel embryon encore dans l'épiderme parviendra jusque dans un vaisseau ; mais l'on peut certifier que certains embryons sont arrêtés dans leur trajet, et qu'ils dégénèrent sur place. La forme de ces embryons est souvent irrégulière, plus ou moins lobée. Les éléments cellulaires qui les composent se sont multipliés sans qu'il y ait eu accroissement du corps, et sont devenus très petits ; l'œil nauplien n'est plus représenté que par des vestiges de pigment, qui lui-même finit par disparaître entièrement. De sorte que l'embryon interne est représenté par une masse plus ou moins lobée, parfois encore régulièrement sphérique ou ovale, mais dont les éléments cellulaires, très nombreux, sont tous d'une taille extrêmement petite (1 à 2 μ).

J'ai figuré pl. V, fig. 38 et 42 (fig. 13, embryons n°s 2 et 3) deux embryons dans ces conditions, parmi un nombre considérable. L'un

est engagé dans la membrane thoracique, fig. 38 ; il est formé de cellules de 2 μ de diamètre environ, et il présente encore des restes pigmentaires de l'œil frontal. Il est situé entre les deux feuillets épidermiques, où il ne pouvait que difficilement cheminer. Les contours sont irréguliers, il est aplati parallèlement à la membrane. D'autres embryons observés dans des conditions analogues sont complètement dépourvus des restes pigmentaires, ils se sont fragmentés et leurs éléments cellulaires deviennent de plus en plus petits. Il est facile de prévoir que ces embryons n'arriveront pas à destination ; ils se sont engagés dans une région où le trajet est beaucoup plus long et plus difficile que dans n'importe quel autre point. La fragmentation du corps et la diminution de la taille, la modification de la structure cellulaire, comparativement à celle des embryons que nous allons étudier tout à l'heure, sont des indices non équivoques de dégénérescence. C'est le sort qui attendait sans doute le Nauplius dont la pénétration a été décrite plus haut.

L'embryon de la figure 42 présente le cas de beaucoup de ses congénères. Il est situé dans l'épiderme, la cuticule n'est pas encore réparée complètement au-dessus de lui. Il s'est logé entre les cellules épidermiques, les écartant et se creusant une cavité au milieu des cellules disjointes de l'hôte. Il est encore régulier, ovalaire, non lobé ; mais les éléments embryonnaires qui le composent se sont fragmentés et multipliés beaucoup ; il existe encore un reste de pigment oculaire. Son extrémité antérieure est aplatie sur la couches de fibres circulaires des téguments de l'Annélide, et il semble impuissant à franchir cet obstacle.

Le nombre des embryons que l'on rencontre dans cette situation est considérable, et chez eux l'on peut distinguer les caractères plus ou moins avancés de la dégénérescence : 1° multiplication des éléments cellulaires ; 2° diminution du pigment de l'œil nauplien, jusqu'à disparition complète ; 3° réduction de la taille et fragmentation du corps.

Quelles sont les causes qui arrêtent ces embryons dans leur migration à travers les tissus de l'hôte ? Dans le premier exemple cité, nous

avons vu que la cause tenait évidemment au lieu de pénétration de la membrane thoracique ; dans le second cas, l'embryon s'était arrêté à la couche des muscles circulaires. Mais le dernier obstacle existe dans presque toutes les régions ; il ne peut être invoqué, tout au plus, que comme une difficulté normale dans le trajet parcouru par l'embryon parasite. Dans la plupart des cas, les raisons pour lesquelles la pénétration n'aboutit pas au vaisseau sanguin nous échappent.

Pendant longtemps j'ai cru que les embryons de forme régulière, à cellules extrêmement petites, toutes semblables et sans trace d'œil nauplien, dont il a été question plus haut, étaient une forme normale. L'absence de toute espèce d'élément indifférencié rappelant le stade *Nauplius* antérieur n'avait pas été sans influence sur l'interprétation première que j'ai donnée dans mes notes préliminaires (**96** et **97**).

Embryons normaux en pénétration. — Nous allons suivre l'embryon dans son parcours. Nous savons qu'il doit franchir : 1° Les téguments composés (dans un segment moyen) : de l'épiderme, des muscles circulaires, parfois des muscles longitudinaux et enfin de l'endothélium cœlomique ; 2° qu'ensuite il doit traverser une partie du cœlome pour arriver en troisième lieu dans le vaisseau sanguin dont il perfore la paroi endothéliale très mince.

Nous allons étudier successivement l'embryon parasite dans les différentes étapes de ce voyage.

L'embryon dans les téguments. — Parmi les nombreux embryons que j'ai pu observer dans les téguments, j'ai choisi pour cette étude celui d'entre eux dont l'œil nauplien était le mieux conservé.

Comme cela résulte de ce qui va suivre, l'intégrité de la structure de l'œil frontal du nauplius originel se perd à mesure que l'embryon avance vers le vaisseau sanguin. Cet organe s'histolyse, l'état de désagrégation est de plus en plus avancé à mesure de l'éloignement de l'époque de sa pénétration. C'est donc, en conséquence, chez les embryons dont l'œil nauplien est dans le meilleur état que nous avons chance de trouver celui dont la pénétration est la plus récente.

Celui que nous étudions en premier lieu était placé dans la région

céphalique de la Salmacyne ; sa situation est indiquée dans la figure 13 de la planche III, par le nº 4. La coupe transversale nº 39, indique l'endroit où il se trouve placé ; les figures 40 et 41 donnent les détails de sa structure.

La section transversale de la région céphalique de la Salmacyne, dans le point où se trouve placé l'embryon (fig. 39), rencontre la base des branchies *Br*, la partie antérieure du cerveau *Cer* et le pharynx *Ph*, dont la position indique la partie ventrale de la coupe. Latéralement, on voit les vaisseaux branchiaux *V. br*, dans une cavité qui se continue avec celle des branchies et qui est un prolongement du cœlome. Dans la région dorsale, placé sous l'épiderme, existe un canal, *Ne*, qui est le tube excréteur commun des néphridies. L'embryon est situé entre la paroi pharyngienne dorsale et les éléments périphériques du cerveau. Il s'y est creusé une cavité artificielle au milieu des éléments nerveux du cerveau, les écartant et les refoulant de telle façon qu'il se constitue comme une sorte d'endothélium revêtant. Les coupes de l'Annélide ont été pratiquées avec une épaisseur de 8 μ ; l'embryon y est rencontré pendant 6 coupes successives [1]. Les figures 40 et 41 représentent à un grossissement plus fort l'embryon et correspondent à la troisième et à la cinquième sections de ce dernier. Le parasite jeune est orienté de telle façon que son extrémité antérieure est dirigée vers l'extrémité postérieure de son hôte.

La première, fig. 40, passe par l'œil nauplien dont la structure est encore parfaitement intacte. Les deux coupes pigmentées, formant les branches de l'X, ont 8 μ de hauteur et présentent chacune deux lentilles réfringentes. Les cellules de cette région antérieure du corps sont très petites et sphériques, de dimensions sensiblement égales. Dans les deux coupes qui précèdent, et par conséquent dans la région du parasite située en avant de l'œil, les éléments

[1] L'embryon aurait donc 48 μ de longueur. Mais il faut tenir compte de la direction des coupes qui sont probablement légèrement obliques par rapport au parasite. La dimension de ce dernier, d'après des mensurations faites sur des embryons correspondants et en place, devait être d'environ 55 μ.

cellulaires sont semblables à ceux-ci. Dans la seconde moitié de l'embryon, la structure est légèrement différente comme l'indique la fig. 41, laquelle correspond à la cinquième coupe et se trouve être en conséquence la première coupe de la moitié postérieure du corps. Les cellules indifférenciées y sont sphériques ou légèrement déformées par compression réciproque. Mais on y observe deux sortes d'éléments, distincts par leur situation et par leur taille. Les uns plus petits (de 2 à 3 μ), périphériques, forment le revêtement de l'embryon ; les autres, internes, de taille plus grande (6 à 8 μ), constituent une masse pleine. Le corps du jeune embryon n'est limité par aucune espèce de sécrétion cuticulaire. Notons, comme nous pouvons le constater sur des embryons montés *in toto*, l'existence des globules vitellins qui ont été dissous par les passages successifs dans les essences chez les exemplaires distribués en coupes.

La situation de l'embryon dans les téguments est essentiellement variable, et, comme je l'ai dit déjà, la pénétration peut avoir lieu dans tous les points du corps de l'hôte. Les figures 13 *a* et 13 *b* représentent deux embryons, dont la situation dans les téguments de la Salmacyne est indiquée sur la figure 13. Ces deux embryons ont été figurés l'un 13 *a*, d'après un embryon observé sur une Salmacyne colorée et montée *in toto* dans le baume ; le second, figure 13 *b* a été dessiné d'après le vivant et l'on y observe l'œil nauplien à peu près conservé, ainsi que les deux bandes lécithiques de couleur verte.

L'embryon dans le cœlome. — Dans la figure 13 l'embryon n° 5 est situé dans la cavité générale, dans la région thoracique de la Salmacyne. C'est celui que nous allons étudier ; il est placé dans la région thoracique antérieure, à peu près au point où les deux vaisseaux péri-œsophagiens viennent se réunir pour former le vaisseau ventral. La section transversale, fig. 44, qui rencontre cet embryon passe par la ligne indiquant l'embryon n° 5 de la fig. 13, et cet embryon est grossi dans la fig. 45. Comme nous allons le voir, il n'y a pas de différence essentielle entre cet embryon cœlomique et le précédent.

Le jeune parasite a donc réussi à gagner le cœlome. Par quel

moyen ? Quel est son mode de locomotion ? L'embryon composé d'éléments très petits est une masse plastique, facilement déformable : il se meut vraisemblablement à la manière d'une cellule migratrice ou de tout autre élément cellulaire amœboïde.

Déjà nous avons pu observer, en étudiant l'embryon n° 4 qu'il s'était creusé dans la partie céphalique de la Salmacyne une cavité artificielle par le refoulement et la compresssion des neurones cérébraux. La structure de cette région indique nettement que cet écartement des tissus est dû au déplacement même de l'embryon.

L'embryon cœlomique dont il s'agit, va nous permettre également de vérifier cette assertion. La fig. 44 le montre en place[1]. Il est sectionné à peu près selon son plan sagittal comme l'indique, à un grossissement plus fort, la fig. 45. Son extrémité antérieure tournée du côté ventral de l'Annélide est presque contiguë à l'un des deux vaisseaux péri-œsophagiens. Il semble même, à voir les rapports de cette partie et la faible distance qui la sépare du vaisseau, que la paroi antérieure de l'embryon était en contact avec la paroi vasculaire. Le réactif fixateur aurait rétracté légèrement l'embryon et détruit le contact. D'autre part, si l'on examine cette région antérieure du jeune embryon, l'on observe, dans la partie la plus voisine du vaisseau, une irrégularité dans le contour qui ne se montre pas dans le reste du corps, et qui semblerait attester l'existence d'une sorte de prolongement amœboïde que la fixation n'a pas réussi à rétracter entièrement.

L'examen de la coupe transversale de l'Annélide montre les traces du passage de l'embryon. A l'insertion de la membrane thoracique, l'on remarque, à l'endroit indiqué par une flèche, que les cellules épidermiques sont plus claires, leurs rapports ne sont pas aussi réguliers que dans le point symétrique. En second lieu les brides musculaires dorso-ventrales qui existent dans cette région antérieure thoracique sont détruites dans la région où se trouve l'embryon, tandis que de l'autre côté elles sont régulièrement disposées. On suit le chemin d'ailleurs très court, qu'a tracé l'embryon pénétrant sous

[1] On trouvera une description succincte de cette coupe à l'explication des planches.

la membrane thoracique, perforant les téguments pour aboutir ensuite dans la cavité cœlomique.

La structure histologique de cet embryon (fig. 45) est peu différente de ce que nous avons vu chez le premier. Toutefois la section étant sagittale par rapport à l'embryon, l'on pourra se rendre mieux compte de la répartition des deux sortes de cellules. Les petites cellules antérieures occupent environ les 2/5 de la longueur du corps, l'autre partie étant remplie par les cellules également indifférenciées, de plus grande taille. Les cellules périphériques forment encore la limite externe, sans qu'il y ait, comme précédemment, d'enveloppe cuticulaire. Cependant l'œil nauplien est ici beaucoup moins net. Le pigment est tout aussi abondant, mais il est dissocié ; les éléments qui composent l'œil sont disjoints, et l'on ne retrouve plus la forme caractéristique en X, mais un amas désorganisé de pigment.

3° *L'embryon dans le système sanguin.* — Enfin la description d'une troisième étape dans le trajet du jeune embryon parasite nous amène à étudier la forme la plus jeune, ou plutôt celle dont la pénétration est la plus récente dans un vaisseau. La fig. 51 de la planche V, les figures 46 à 50, les figures 20 *a*, 20 *b*, montrent la structure de plusieurs de ces embryons. Nous allons les étudier en détail et examiner les modifications qui résultent de leur nouvel habitat.

Nous devons noter tout d'abord ce fait, et la fig. 51 le montre bien, que l'embryon à son arrivée dans le système vasculaire est encore dépourvu de toute espèce d'enveloppe externe isolante. Ce n'est qu'après avoir réussi à se loger dans le système sanguin qu'il présente les phénomènes dont il va être question maintenant.

Pour le moment constatons que, pendant qu'il chemine, l'embryon reste nu, qu'il n'augmente pas de taille, que les modifications de sa structure interne se résument presque uniquement par la régression de l'œil qui lui a été légué comme une marque originelle, par le Nauplius dont il provient.

c) *Structure de l'embryon à son arrivée dans le système sanguin*

Le jeune parasite qui vient de pénétrer dans l'appareil sanguin présente donc, à très peu de chose près, la structure qu'il avait pendant son parcours dans les tissus tégumentaires et dans la cavité générale. Le parasite jeune représenté pl. VI, fig. 51 ressemble suffisamment à ceux précédemment décrits pour supposer que son arrivée dans le sang est toute récente. Il est sectionné selon son plan sagittal, comme l'embryon cœlomique, dont il vient d'être question ; il est long de 60 μ, et ses éléments cellulaires présentent la même disposition. L'œil complètement histolysé, est représenté par un amas formé de vacuoles noyées dans le pigment ; les cellules centrales ont augmenté de volume et la couche des cellules périphériques a pris un aspect revêtant plus net.

A cause de leur petite taille il est difficile d'observer, sur le vivant, les embryons à ce stade. C'est au hasard des coupes qu'on les rencontre, en débitant un matériel préparé pour l'étude d'embryons plus âgés et facilement visibles. Ces jeunes embryons sont alors sectionnés au hasard dans une direction quelconque ; il n'est pas toujours commode de les reconstituer dans ces conditions. Parfois j'ai rencontré ces formes jeunes dans des Salmacynes infestées et montées *in toto* ; quand ces embryons étaient dans une situation favorable, je sortais le matériel du baume pour le débiter en coupe, et malgré leur séjour dans le milieu éclaircissant, la conservation était toujours suffisante, si le matériel avait été préalablement fixé avec soin.

Dans une Salmacyne ainsi montée j'observais deux jeunes embryons, dont la fig. 19 de la planche IV indique la situation. Ces deux embryons, à peu près identiques, étaient logés l'un dans le vaisseau sanguin venant de la base des branchies et contournant le cerveau ; l'autre était placé dans le vaisseau longitudinal qui, partant

de l'anastomose cérébrale, vient aboutir, en suivant latéralement l'œsophage, à la lacune péri-intestinale. L'un d'eux a été représenté dans la fig. 20 *a*, dessiné en place, sa structure étant observée par transparence, il mesurait 55 μ environ de longueur ; c'était également la mesure du second embryon.

Connaissant la longueur de ces embryons, leur situation et même leur structure autant que la transparence la laissait voir, je sortis la Salmacyne du baume et je lui fis subir les traitements ordinaires pour l'enrobage et la distribution en coupes. Ces dernières pratiquées suivant une épaisseur de 7 μ et en direction transversale par rapport à l'Annélide, rencontrèrent les embryons, en particulier le 2e, suivant la même direction. Ce dernier fut débité complètement par 8 coupes ; quatre de ces coupes ont été représentées dans les figures 47 à 50 ; elles correspondent respectivement aux 2e, 3e, 5e et 6e. Cet embryon présentait deux prolongements chitineux que montre la fig. 46. Passons maintenant à l'étude détaillée de sa structure.

L'embryon a conservé la forme allongée ovalaire ; sa section est régulièrement circulaire et son diamètre de 22 μ. Comme le montre l'étude par transparence du premier embryon, fig. 20 *a*, plus favorable pour ce genre d'observation, l'œil nauplien est représenté par un amas pigmenté où l'on peut encore discerner la forme primitive de l'X : dans le second, l'état de dissociation des éléments visuels, est plus avancé. Le corps est entouré par une enveloppe cuticulaire très mince, et l'on y distingue : 1° les petites cellules antérieures ; 2° les cellules plus volumineuses postérieures, avec les deux bandes de sphérules lécithiques de couleur vert jaunâtre, nettement visibles dans la pièce avant qu'elle ait été démontée.

L'examen des sections transversales, fig. 47 à 50, va nous renseigner d'une façon plus précise sur la structure intime de l'embryon.

Les cellules périphériques se sont juxtaposées pour former une couche limitante externe, l'*ectoderme* ; de plus elles ont sécrété une mince cuticule déjà visible dans l'embryon observé par transparence. A l'intérieur de cette couche ectodermique, le corps est formé par une

masse cellulaire pleine, sans la moindre trace de cavité. Les cellules embryonnaires de deux tailles s'y répartissent à peu près également. La moitié antérieure est remplie par les petites cellules sphériques, comprenant les restes pigmentaires de l'œil nauplien ; cette masse s'étend sur les corps 1, 2, 3, qu'elle occupe complètement et sur la partie dorsale seulement des coupes 4 et 5. Les éléments embryonnaires plus volumineux se rencontrent dans les coupes 8, 7, 6 et les parties ventrales des coupes 4 et 5. Les deux amas chevauchent donc l'un sur l'autre dans la partie moyenne de l'embryon.

Les cellules antérieures et dorsales, entourant les vestiges de l'œil frontal, donneront naissance au système nerveux et aux yeux de l'adulte : elles dépendent de l'*ectoderme* comme le montrent leurs relations et leur forme en tout semblable aux cellules périphériques ectodermiques. Dans les embryons étudiés précédemment, et en particulier dans le premier, il est impossible de voir une séparation entre les cellules périphériques et les cellules profondes dans la région antérieure.

Le pigment oculaire est noyé dans les éléments ectodermiques antérieurs; il est représenté par des vacuoles entourées par le pigment brun rougâtre. La masse interne postérieure comprend des éléments cellulaires mesurant environ 5 à 8 μ de diamètre. Nous avons vu que c'est dans cette région que sont compris des globules de couleur verte, restes du vitellus ovulaire, et nous avons pu suivre ce dernier depuis le Nauplius avant l'éclosion sous forme de deux bandes longitudinales.

Cette masse interne constitue l'ébauche commune aux organes génitaux, aux muscles, etc., c'est-à-dire aux tissus et organes mésodermiques. D'autre part, l'existence des restes vitellins semble indiquer qu'il s'y trouve des éléments endodermiques. Cette supposition se trouve confirmée par un phénomène dont il sera question plus loin, de sorte que cette masse est un complexe endo-mésodermique, bien qu'il ne se forme pas de mésenteron dans le cours ultérieur du développement.

De la situation et de la destinée de cette masse interne, l'on peut légitimement conclure qu'elle représente, encore fusionnées, les deux ébauches de l'*endoderme* et du *mésoderme*, lorsque dans les phénomènes ontogéniques ordinaires, ces deux parties ne se sont pas encore séparées.

Comme je l'ai indiqué précédemment, il existe en avant et ventralement deux productions cuticulaires creuses, encore très petites et qui sont probablement l'origine des tentacules dont il va être question plus loin.

∴

De ce que nous avons dit plus haut, de la pénétration des embryons post-naupliens dans les téguments, il résulte que la pénétration intra-vasculaire peut se faire dans toutes les régions du corps. Nous venons d'en voir deux situés dans les vaisseaux antérieurs ; le plus grand nombre se développe dans le vaisseau ventral ; nous en avons vu un cependant dans la lacune péri-intestinale. Il semble en tout cas que les embryons se développent là où ils pénètrent, mais certaines situations sont défavorables au développement ultérieur. Ainsi, par exemple, l'embryon, logé dans le vaisseau afférent branchial, se trouve comprimé entre les branchies et le cerveau. Il est vrai qu'il peut gagner un tronc situé dans la cavité générale et pourra le distendre à son aise. Cependant, des embryons dans cette situation défavorable peuvent évoluer, comme j'en indiquerai plus loin un exemple (v. fig. 72, pl. VI). Il est facile de comprendre que si le jeune Monstrillide atteint un vaisseau situé dans une cavité spacieuse, il pourra le distendre et s'y développer sans contrainte ; c'est pour ainsi dire ce qui arrive presque toujours comme l'indiquent les dessins de la plancher III. Le *Nauplius* paraît donc choisir, si l'on peut s'exprimer ainsi, le point de pénétration. Cependant il se trompe parfois, témoin celui dont la pénétration a été décrite plus haut.

Certains d'entre eux pénètrent par les branchies, et j'ai observé

plusieurs embryons dans les vaisseaux branchiaux. L'un d'eux a été représenté dans la figure 43[1]. Cet embryon, dont on reconnaît le pigment oculaire qui décèle son origine nauplienne, avait pénétré dans le vaisseau branchial pourtant très étroit (5-7 μ de diamètre) et l'avait distendu fortement. Les embryons qui pénètrent dans les branchies ne sont pas nombreux ; en tout cas, ils ne peuvent s'y développer, car jamais je n'ai observé, dans ces organes, d'embryon plus âgé que celui dont il vient d'être question. Ceux qui y pénètrent doivent, pour se développer, gagner l'intérieur du corps ; mais il est probable qu'ils sont résorbés sur place.

2. Phase d'adaptation. — Formation de l'embryon hémopote

Nous avons vu qu'une des premières manifestations de l'embryon à son entrée dans le système vasculaire *est la secrétion d'une enveloppe cuticulaire externe.* C'est là un phénomène en apparence d'ordre secondaire, mais dont la signification ou plutôt dont les conquences sont importantes pour l'ontogénèse. Cette dernière, en effet, doit tirer parti d'éléments nouveaux résultant de la transformation de la larve *Nauplius* issue de l'œuf ; il est bon, avant de continuer l'exposé de ces phénomènes, de préciser les conditions du développement.

Éléments nouveaux de l'ontogénèse. — a) Intrinsèques. La forme du corps, chez l'embryon récemment parvenu dans le vaisseau, est ovalaire, sans trace d'aucun appendice. La structure interne est la suivante : 1° un *ectoderme périphérique* avec sa très mince cuticule ; 2° un *ectoderme profond*, ébauche renfermant les restes pigmentaires de l'œil nauplien dissocié ; 3° une masse interne de cellules, ébauche complexe *mésodermique* et *endodermique* comprenant les restes du vitellin ovulaire transmis par le *Nauplius*.

Tel est le substratum embryonnaire très simple dont l'ontogénèse doit tirer parti pour aboutir à la forme copépode monstrillienne.

[1] Voir l'interprétation de cette coupe transversale à l'explication des planches.

Cette masse est en somme indifférenciée ; à ce dernier point de vue, elle ne dépasse guère la différenciation d'une forme blastula de crustacé.

b) Les conditions extérieures par rapport à l'embryon sont les suivantes : il est plongé dans le système vasculaire, baigné de toutes parts par le liquide sanguin de l'hôte, la *Salmacyna Dysteri*, dans le cas présent. Cette dernière est elle-même logée dans un tube calcaire. La masse embryonnaire, si malléable qu'est le jeune parasite, est donc sous l'influence d'un facteur biologique, milieu nutritif par excellence, où elle n'a qu'à puiser pour trouver une nourriture directement assimilable.

Comment, dans de telles conditions, l'être embryonnaire, emprisonné au sein des tissus de l'hôte qui l'héberge, va-t-il se transformer et évoluer, et comment au lieu de présenter une régression constante va-t-il évoluer progressivement, c'est ce que nous allons maintenant étudier, nous en tenant, dans cette partie du travail, à l'exposé des faits, sans sortir des limites du *comment*, quitte à nous demander, dans une autre partie, quels sont les éléments permettant d'en déduire le *pourquoi*.

∴

Dans le milieu essentiellement nutritif qu'est le liquide sanguin, l'embryon parasite s'accroît. La première manifestation de son activité a été la formation d'une enveloppe cuticulaire ; la seconde est la production de deux appendices qui prennent naissance antérieurement sur la face ventrale. Ce sont, au début, deux bourgeons ectodermiques creux qui soulèvent la cuticule et forment deux éminences dirigées antérieurement par rapport au parasite. Chez un embryon de 66 μ de longueur, ils atteignent une taille d'environ 20 μ. La structure de ce dernier est à peine différente de l'embryon étudié précédemment ; voyons donc de suite un stade un peu plus avancé.

Embryon de 75 à 80 μ de longueur. (v. pl. IV, fig. 21 *a* et

21 *b*, pl. V, fig. 52-54.) — Les appendices ventraux d'un embryon de cette taille ont la forme de tentacules cylindro-coniques, longs de 40 à 50 μ ; ils baignent dans le liquide sanguin de l'hôte. Le corps de l'embryon s'est peu allongé, mais en revanche, il s'est accru en diamètre ; ce dernier atteint 40 à 45 μ dans la partie moyenne. La cuticule revêt le corps sur toute la périphérie.

Pour nous rendre compte de la structure de cet embryon, nous allons l'étudier : 1° par transparence sur le vivant ; 2° en préparation *in toto* montée et colorée ; 3° en sections transversales sériées.

1° Examiné vivant, soit en place, soit extrait de l'hôte, l'embryon est d'une teinte grise à peu près uniforme, à peine transparent. Dans la région moyenne et postérieure apparaissent des éléments sphériques clairs (fig. 21 *a*). La cuticule accolée à la surface du corps partout ailleurs, en est détachée dans la partie postérieure et ne lui est reliée que par des tractus. Les tentacules antéro-ventraux sont plus gris et plus opaques que le corps lui-même ; ils renferment de nombreuses granulations, cause de leur opacité. Bien qu'éloigné déjà de la période de vie libre, le parasite jeune présente encore des vestiges de la larve nauplienne ; c'est, en premier lieu, une tache pigmentaire encore visible, reste de l'œil frontal, située en avant et dorsalement ; en second lieu, c'est la présence de deux petites traînées de sphérules vertes, qui s'engagent dans la cavité de chacun des deux tentacules.

2° L'embryon de même dimension, monté et coloré, présente la structure indiquée fig. 21 *b*, pl. IV [1]. Il permet de reconnaître que les éléments clairs de la partie centrale du corps correspondent à des cellules sphériques que nous connaissons déjà et qui se sont accrues beaucoup plus que les éléments antérieurs ectodermiques. L'on y reconnaît encore les sphérules lécithiques engagées dans la cavité des deux tentacules, ainsi que le pigment nauplien.

[1] Cet embryon a été dessiné en place dans une Salmacyne colorée et montée dans le baume. La figure 18, dans laquelle sont représentés deux embryons plus âgés dans le vaisseau ventral, permet de se rendre compte des rapports d'un embryon de cet âge avec l'hôte. Voir également les figures 11 et 14.

3° Dans la série des coupes transversales, j'en ai représenté trois : pl. V, fig. 52, 53 et 54; la fig. 69, pl. VI est une section d'un tentacule à une plus grande échelle.

La première section (fig. 52) passe par la base des tentacules, à leur point d'insertion. Elle montre l'ectoderme périphérique avec la cuticule sécrétée par lui ; au centre la masse ectodermique nerveuse formant un gros amas dorsal, ébauche cérébrale et sensorielle (yeux). De cette portion principale descend vers la face ventrale, entre l'insertion des deux tentacules, un prolongement de cellules semblables qui s'étale lorsqu'il arrive sur la face ventrale ; c'est l'ébauche du système nerveux ventral et du collier péri-œsophagien.

L'on peut observer sur la ligne médiane ventrale une légère dépression de la cuticule correspondant à une saillie de l'ectoderme vers l'intérieur, et qui n'est autre que l'*invagination stomodéale*.

L'ébauche nerveuse se prolonge de plus, en arrière et dorsalement, comme le montre la figure 52 (qui représente la 5e coupe de la série, laquelle compte 10 coupes pour le corps seulement). Dans cette partie du corps, les cellules de cette ébauche nerveuse sont, on peut le voir nettement, séparées des cellules centrales mésodermiques qui s'avancent au-dessous d'elles. Le corps de l'embryon commence, en effet, à se creuser, et un espace vide sépare les deux ébauches.

Dans cette région moyenne du corps, ainsi que dans toute la région postérieure (fig. 54), les cellules centrales ont augmenté en nombre et en volume ; elles atteignent maintenant jusque 20 μ de diamètre. Leur activité proliférateurice se manifeste par de nombreuses figures karyokinétiques.

Les tentacules de cet embryon ont la structure suivante (v. fig. 69, pl. V.). Extérieurement chacun d'eux est limité par une cuticule mince sous laquelle se trouve la couche épidermique qui l'a produite. Cet épiderme est très net et forme la couche épithéliale revêtante. La cavité du tentacule est occupée en grande partie par des cellules disposées sans ordre bien apparent, d'aspect amœboïde. Ce sont des cellules migratrices provenant de la masse cellulaire centrale.

L'on distingue entre elles de petites plaquettes de coagulum que l'on peut mieux voir dans la figure 52, c'est le liquide sanguin que ces organes tentaculaires sont chargés de produire. Ils puisent à même le sang de l'hôte qui les baigne, mais le transforment.

Comme nous le verrons de mieux en mieux par la suite, ces tentacules sont les organes intermédiaires entre l'embryon parasite et son hôte ; ils vont prendre un développement de plus en plus considérable dans la suite du développement et pendant toute l'évolution parasitaire. Ce sont les organes nutritifs de cet embryon *hémopote* [1].

J'ai dit plus haut que les cellules centrales des organes tentaculaires, *hémopotiques*, proviennent des cellules occupant la partie centrale de l'embryon. Cette émigration peut se suivre en quelque sorte sur l'embryon examiné par transparence ; et, comme je l'ai indiqué, l'on observe nettement les deux bandes lécithiques d'origine nauplienne, ou plutôt d'origine ovulaire, s'engager dans la cavité des appendices en question.

Quelle est la raison de cette émigration ? Est-elle simplement physiologique ? Ces globules vitellins, qui disparaissent par la suite, s'engagent-ils dans la cavité des tentacules pour y être digérées, ou bien accompagnent-ils des éléments migrateurs qui s'y rendent et qui auraient, dans ce cas, la signification morphologique d'éléments endodermiques ?

Si l'on s'en rapporte aux phénomènes ordinaires de l'ontogénèse, l'on constate que les éléments vitellins sont contenus à l'intérieur ou à l'extérieur des cellules dont la signification est toujours endodermique. En quelque sorte, la présence du vitellus ovulaire, sa concentration dans certains éléments embryonnaires déterminent leur qualité endodermique.

Mais nous allons voir que certains éléments se détachent de la masse commune méso-endodermique et représentent l'endoderme. Y aurait-il dédoublement de ce dernier ?

[1] Hæmopote de αἱμοποτέω, *boire du sang*.

3. Formation d'une deuxième phase nauplienne ou Naulpius hémopote

Embryon de 100 μ, pl. IV, fig. 22.

Deux embryons de 100 μ environ, en place dans le vaisseau ventral, pl. IV, fig. 18.

Embryons de 120 μ, quatre coupes transversales. pl. VI, fig. 55, 56, 57 et 58 ; fig. 6 dans le texte.

Embryon de 150 μ, pl. IV, fig. 23.

Embryon de 180 μ, pl. IV, fig. 24.

Embryon de 200 μ, pl. IV, fig. 25, 26 et 27. Six coupes transversales. pl. VI, fig. 59 à 64 ; embryons de cette dimension en place, pl. III, fig. 11, fig. 14, fig. 15.

Développement de la forme extérieure.. — Pendant la période qui suit le stade précédemment décrit, la croissance du corps en largeur l'emporte sur la croissance en longueur. C'est ainsi qu'un embryon long de $0^{mm}120$, a un diamètre transversal de $0^{mm}075$. Après cette inégalité en faveur de l'augmentation en épaisseur succède une régularisation dans les rapports de la longueur et de la largeur du corps, qui se maintient jusqu'à la fin de l'évolution parasitaire.

La progression des tentacules est plus rapide que celle du corps. Ces appendices, longs de 40 μ chez l'embryon dont le corps est long de 75 μ, atteignent une longueur de $0^{mm}250$ chez l'embryon de $0^{mm}100$; ils ont $0^{mm}3$ à $0^{mm}4$ chez l'embryon dont le corps a une longueur totale de $0^{mm}2$. Ces dimensions sont toutes relatives ; les appendices tentaculaires présentent, en effet, un accroissement variable avec les conditions favorables dans lesquelles l'embryon se trouve.

La bouche dont nous avons vu l'apparition prend maintenant l'aspect d'un orifice de plus en plus net ; elle est bordée par un épaississement de chitine.

Le corps de l'embryon, lorsqu'il a dépassé $0^{mm}100$, se pince vers son milieu : il se produit dans la région correspondante une large dépression ventrale dont nous verrons l'explication dans l'étude de la structure interne, et que l'on aperçoit mieux sur les embryons observés de profil.

L'enveloppe cuticulaire entoure l'embryon d'un fourreau cylindrique terminé en pointe aux deux extrémités antérieure et postérieure. L'antérieure est cannelée denticulée ; la postérieure présente des rangées d'épines disposées en cercles prenant l'aspect de plis longitudinaux à l'extrémité effilée. Nour reviendrons du reste en détail sur la formation de cette enveloppe et sur son rôle.

Pendant la croissance de l'embryon, l'apparition de nouveaux appendices va apporter à l'interprétation des développements de la forme extérieure un point de repère précieux. L'extrémité antérieure de l'embryon se termine par un prolongement rostral, logé dans la pointe antérieure du fourreau et relié indirectement à la surface cuticulaire par des tractus d'origine superficielle, c'est-à-dire épidermiques (fig. 23 à 27, *r*). A droite et à gauche de ce rostre, latéro-dorsalement apparaissent deux bourgeons ectodermiques, clairs, plus transparents que le reste du corps, qui proéminent parallèlement au rostre. D'abord invisibles du côté ventral, ils s'allongent peu à peu et débordent en avant sur les parois antérieures du corps. Chez l'embryon de $0^{mm}2$, ils présentent même en leur milieu une légère constriction circulaire qui trahit la qualité d'un futur appendice articulé. Ces bourgeons sont en effet les ébauches des antennes antérieures articulées de l'adulte.

La région antérieure, céphalique de l'embryon possède donc à ce moment (fig. 26) deux paires d'appendices : l'une antérieure, d'apparition plus récente, l'autre insérée plus ventralement, un peu en avant de l'orifice buccal, et qui n'est pas autre chose que les tentacules si développés que nous connaissons depuis longtemps. Notons l'asynchronisme qui existe ici dans l'ordre d'apparition de ces deux paires d'appendices : les postérieures apparaissent avant les antérieures, contrairement à la règle générale chez les Arthropodes. Mais, en somme, ce n'est qu'un incident dans l'ontogénèse de la forme que nous étudions ; l'explication en est, du reste, facile, nous y reviendrons plus tard.

Dans la plupart des cas, l'apparition des appendices céphaliques

se limite à ceux indiqués ci-dessus. Cependant, chez quelques embryons, à l'état d'exception dans l'ontogénèse de *Hæmocera Danae*, plus fréquemment dans celle de *H. filogranarum*, apparaît une troisième paire d'appendices céphaliques. Ces derniers naissent ventralement à droite et à gauche, un peu en arrière de l'orifice buccal. Ils présentent l'aspect et la structure de leurs congénères immédiatement antérieurs, c'est-à-dire les appendices tentaculaires, mais ils sont d'ordinaire plus petits (fig. 27). Souvent frappés d'arrêt de développement, ils restent rudimentaires ; d'autres fois, au contraire, ils se développent tout autant que les premiers, comme le montre l'embryon plus âgé représenté pl. IV, fig. 31.

Développement de la structure interne. — Nous avons laissé cette étude chez l'embryon hémopote de 0 μ 75 de long. Nous allons voir comment les ébauches internes de cet embryon s'organisent pendant que s'est développée la forme extérieure de l'embryon jusqu'au stade représenté fig. 26 et 27. Pour cela nous allons étudier : 1° la structure d'un embryon de $0^{mm}120$; 2° la structure d'un embryon de $0^{mm}2$, c'est-à-dire correspondant au stade des fig. 26 et 27. Mais au lieu de faire une étude distincte pour chacun des deux embryons, nous étudierons la différenciation des ébauches dans chacun d'eux.

L'examen des coupes transversales, fig. 55 à 58, de l'embryon de $0^{mm}120$ permet de constater que le corps à augmenté beaucoup de diamètre (les figures 52 à 54 sont à la même échelle), il s'est gonflé, distendu, mais sans que la partie massive des éléments internes ait pu s'accroître parallèlement. Il en résulte que le corps de l'embryon présente une vaste cavité; ce fait existe chez tous les embryons de cet âge, ou venant immédiatement après. Chez certains d'entre eux même, la place occupée par les ébauches massives est minime, relativement au volume total du corps.

Suivons successivement la différenciation des ébauches, dans les coupes transversales, fig. 55 à 58 pour l'embryon de 0,120, fig. 59 à 64 pour l'embryon de $0.^{mm}2$ et la vue sagittale de ce dernier, reconstituée d'après les coupes et combinée avec l'examen sur l'embryon entier.

L'ectoderme a pris l'aspect d'un épithélium formé de cellules aplaties sur presque toute la surface du corps ; c'est cet épiderme qui sécrète l'enveloppe cuticulaire. Mais cette sécrétion, d'abord généralisée, se localise peu à peu dans la région antérieure et surtout dans la région postérieure, où les cellules épidermiques prennent un aspect tout à fait particulier (fig. 64). Mais laissons de côté pour le moment l'étude du fourreau cuticulaire, nous la reprendrons plus loin.

L'épiderme de la région antérieure, correspondant à la base du rostre (fig. 55, *r*), est plus columnaire ; c'est dans cette région que bourgeonnent les antennes antérieures (fig. 59, *an*[1]). A droite et à gauche du prolongement rostral, médian, l'on voit deux bourgeons pleins ectodermiques, formés de cellules cylindriques qui se colorent de façon plus intense que les éléments voisins. Ces deux bourgeons épidermiques ainsi que le rostre sont contenus dans la cavité antérieure de l'enveloppe cuticulaire, détachée des téguments dans cette partie terminale du corps (fig. 59, fig. 25-27).

Origine de l'abdomen. — L'on pourrait croire que l'extrémité caudale de l'embryon deviendra son extrémité abdominale, il n'en est rien. Sur la face ventrale de l'embryon et de très bonne heure, l'on observe une dépression très large des téguments, sorte d'invagination de l'ectoderme qui s'enfonce dans la cavité du corps de l'embryon (fig. 57, 58, fig. 61, 62, 63, fig. 27), et que nous avons déjà signalée plus haut. Cette dépression délimite un repli ventral *ab*, dont la cavité communique en arrière avec la cavité du corps, et qui est fermé en avant ; la limite antérieure de ce repli n'est autre que la dépression ventrale dont il a été question ; c'est l'origine de l'abdomen qui apparaît donc comme un repli, appliqué au début tout contre la face ventrale de l'embryon, et dont la situation est postéro-antérieure (v. fig. 27 et fig. 6 dans le texte).

Le processus de formation de l'abdomen pourrait présenter matière à discussion, quant à son origine. L'on pourrait soutenir, en effet, que son mode de formation ne vient pas d'une invagination ventrale de l'ectoderme, mais d'une prolifération prenant naissance

vers l'extrémité postéro-ventrale et cheminant d'arrière en avant en restant intimement appliquée contre la face ventrale. Il y aurait ainsi formation d'une cavité comprise entre ce repli et la face ventrale de l'embryon qui ressemblerait à s'y méprendre à une véritable invagination. Cette explication est très vraisemblable, peut-être l'est-elle même davantage que la première. Mais ce qui tend à me faire croire qu'il y a bien invagination et non bourgeonnement, ce sont les rapports de la production abdominale avec le corps. Dans le cas de bourgeonnement, en effet, l'abdomen serait une production saillante au début ; au contraire, comme le montre les coupes transversales et les embryons observés de profil, la ligne ventrale du corps se continue sans se soulever à l'endroit où l'abdomen se produit. De plus, comme l'indiquent les sections passant dans cette région du corps, le repli abdominal soulève, refoule les ébauches internes; la fig. 61 montre bien qu'il s'agit d'une véritable invagination de l'ectoderme, laquelle déterminant la formation d'une cavité ventrale délimite le repli abdominal.

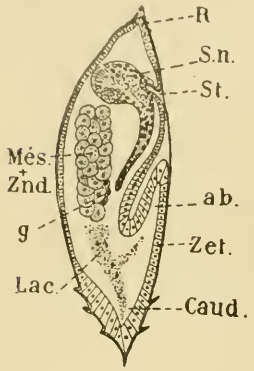


Fig. 6

Vue sagittale, combinée, d'un embryon long de 120 μ. *R*, rostre; *S. n.*, ébauche nerveuse et sensorielle ; *St*, stomodeum ; *Més* + *Znd*, ébauches de l'endoderme et du mésoderme ; *g*, ébauche génitale ; *Lac*, lacune sanguine ; *ab*, abdomen ; *Zet*, Ectoderme ; *Caud*, Extrémité caudale.

L'enveloppe cuticulaire de l'embryon ne prend aucune part à ces formations. Le *stomodeum* (*st*, fig. 56, 60, 27) est une invagination encore très étroite, cylindrique, qui s'élève presque verticalement à travers la masse des cellules nerveuses.

Cette dernière s'est accrue beaucoup dans la partie dorsale antérieure neuro-sensorielle et dans la partie ventrale qui a proliféré et a gagné vers l'arrière. Ces deux ébauches sont largement réunies dans la région stomodéale (fig. 56) ; cette dernière production restant rudimentaire et n'arrivant pas à perforer la masse nerveuse, le collier

œsophagien passe au-dessus du stomodeum, et les deux ébauches dorsale et ventrale se continuent sans interruption.

L'ébauche dorsale neuro-sensorielle doit fournir le cerveau et les yeux. En examinant cette ébauche dans l'embryon le plus jeune (fig. 56), l'on aperçoit des éléments cellulaires allongés, plus clairs et beaucoup plus grands que les cellules voisines. Ils sont disposés normalement à la surface externe. Puis ces cellules augmentent en nombre et en dimensions (fig. 60) et arrivent à prendre l'aspect d'un épithélium dorsal, régulier chez l'embryon de $0^{mm}2$. C'est l'ébauche commune des trois yeux si développés de l'adulte.

La partie cérébrale proprement dite qui se confond pendant longtemps avec la précédente, comprend des cellules de petite taille encore sphériques, sans prolongements.

Enfin l'ébauche ventrale est formée de deux cordons distincts à ce stade, appliqués sur l'ectoderme ventral et s'étendant en arrière au dessus de l'invagination ventrale.

La masse des cellules endo-mésodermiques s'est séparée en deux parties : l'une antérieure, moins volumineuse, est venue se placer contre l'ébauche neuro-sensorielle, elle représente les *éléments endodermiques* (*end*, fig, 26), qui ne seront pas utilisés et resteront indifférenciés, ainsi que nous le verrons mieux plus loin. L'autre que nous pouvons appeler mésodermique, à présent, est isolée complètement des téguments. Elle est formée de cellules régulières, presque sphériques ou légèrement déformées par leur juxtaposition. Elles prolifèrent activement, et il commence à s'en détacher des éléments migrateurs, sans parler de ceux qui se sont engagés dans les tentacules. Ces cellules migratrices se répandent dans toutes les régions du corps, rostre, abdomen, parois, etc; elles formeront les tissus et organes du mésoderme. Toutefois, chez l'embryon dont nous nous occupons en ce moment, ce processus est encore fort peu marqué.

Sur la partie latéro-ventrale de l'ébauche mésodermique, fig. 61 *b*, l'on observe des cellules qui se colorent d'une façon plus intense et se

multiplient activement: ce sont les initiales génitales encore indifférenciées.

Le sang qui vient des deux tentacules, où il est contenu dans les lacunes centrales de ces appendices, pénètre dans le corps à leur point d'insertion. C'est un liquide qui charrie des éléments figurés ou hématies, et dont on voit le mouvement sur le vivant. Il forme deux courants provenant des appendices tentaculaires, non endigués par des parois propres, mais cependant toujours bien limités (fig. 56. 59, 60, etc.) Le sang chemine latéralement, suit les bords de la masse mésodermique, se répand dans une lacune unique postérieure qui s'étend jusqu'à l'extrémité postérieure caudale et qui enverra par la suite un courant dans l'extrémité abdominale.

*
* *

Au point de vue du développement de la forme extérieure du corps et de la différenciation interne, les phénomènes ontogéniques ayant comme point de départ une masse embryonnaire sans appendices et indifférenciée, ont produit un embryon dont nous venons de voir la disposition des ébauches internes, et qui est pourvu de deux ou trois paires d'appendices céphaliques.

Avant d'aller plus loin et, sans interpréter les phénomènes généraux du développement, ce qui viendra dans la troisième partie du travail, essayons de déterminer la valeur morphologique des appendices chez l'embryon parasite ; par cela même nous préciserons le stade auquel l'évolution est parvenue.

Dans les conditions ordinaires, normales de l'ontogénèse, l'œuf du Monstrillide a donné, comme chez les autres Copépodes, une larve, le *Nauplius*. Ce dernier possède les trois paires d'appendices céphaliques ordinaires : antennes antérieures, antennes postérieures, mandibules modifiées, mais procédant de la forme typique. Il présentait comme structure interne un œil frontal en X, avec une ébauche nerveuse peu différenciée, des muscles moteurs et une masse cellulaire interne avec globules lécithiques, restes du lécithe

ovulaire. Par suite de la pénétration de ce Nauplius dans les tissus d'un hôte, dans l'exemple présent la *Salmacyna Dysteri*, la jeune larve devient parasite interne.

Ses appendices, sa cuticule revêtante tombant, l'embryon qui succède a cette forme Nauplius, immédiatement après son entrée, est une masse ovalaire, nue, formée de cellules sphériques indifférenciées, qui possède encore les restes de l'œil nauplien. ce dernier toutefois ne persiste pas, il se dissocie et se fusionne dans les éléments embryonnaires. Puis l'embryon en question gagne le système vasculaire et il acquiert la forme et la structure que nous achevons de décrire.

Il possède, nous l'avons vu, deux ou trois paires d'appendices céphaliques. Mais ces nouveaux venus occupent exactement la même place morphologique que leurs congénères aînés ; parmi les nouveaux appendices, les uns sont ou deviendront identiques aux anciens, les autres sont tout différents. Les appendices les plus antérieurs sont encore à l'état d'ébauches, mais déjà une constriction indique leur future qualité, ils deviendront les antennes articulées, très riches en soies tactiles ou olfactives de l'adulte. Cette paire d'antennes est donc produite deux fois avec les mêmes caractères : une première fois dans le *Nauplius* libre, une seconde fois dans l'évolution à l'état parasitaire.

Les appendices qui viennent ensuite sont céphaliques ; la première paire est insérée en arrière des antennes antérieures et en avant de l'orifice buccal.

La troisième paire apparaît rarement, peut rester rudimentaire et prend exceptionnellement l'importance de la précédente ; elle est insérée un peu en arrière de l'orifice buccal.

Ces deux paires d'appendices sont, comme nous l'avons vu, inarticulés, cylindriques et terminés en pointe.

Quelles sont leurs homologies ?

1° Ils apparaissent symétriquement et occupent les premiers la position des antennes antérieures, les seconds la position des mandibules.

2° Ils se répètent métamériquement.

Ces deux caractères de symétrie et de répétition métamérique sont ceux des appendices du corps ; on peut objecter contre cette assimilation qu'ils ne sont pas articulés. A cela il est aisé de répondre. Les modifications apportées à la forme et à la structure des appendices, selon la fonction qui leur est dévolue, sont tellement fréquentes chez les Crustacés qu'il n'est pas besoin d'insister sur le peu de fondement de cette objection [1].

D'autre part ces appendices, en particulier la première paire manquent complètement chez la forme adulte libre. C'est qu'en effet, les appendices tentaculaires sont transitoires, ils n'existent que pendant l'évolution parasitaire et tombent à la fin de cette période. Ceci explique l'absence des antennes postérieures chez l'adulte : comme les antennes antérieures elles ont été produites, mais adaptées à une fonction spéciale de nutrition, elles sont devenues inutiles chez la forme libre.

En conséquence, nous pouvons conclure que l'embryon parasite à ce stade de son évolution possède les deux ou trois paires d'appendices céphaliques suivants :

1° Les antennes antérieures, qui seront normalement articulées.

2° Les antennes postérieures, longs appendices tentaculiformes, inarticulés.

3° Les mandibules, semblables aux précédentes quand elles existent.

Le corps n'est pas segmenté et ne possède pas encore d'autres appendices.

Si nous ne connaissions pas les stades antérieurs de développement avant l'existence parasitaire de l'embryon interne du Monstrillide, nous donnerions à ce stade de l'ontogénèse le nom de

[1] Les *Coryceïdes*, parmi lesquels on a classé souvent les Monstrillides, ont les antennes postérieures transformées en organes de fixation.

Les *Lernéides* ont les antennes postérieures préhensiles et terminées par un crochet ou par une pince. Il en est de même des *Lernéopodides*.

Beaucoup de Copépodes, plus ou moins adaptés au parasitisme, ont leur seconde paire d'antennes modifiée.

Nauplius ou plutôt *stade nauplien*. Et en cela, nous ne ferions que nous conformer à l'usage de donner ce nom à la forme embryonnaire qui, chez les crustacés à embryogénie condensée, présente les trois premières paires d'appendices céphaliques ainsi que les ébauches internes à peine différenciées. L'embron parasite correspond à ce stade nauplien des formes à embryogénie condensée.

Il existe donc dans l'évolution du Monstrillide un premier stade larvaire ; le *Nauplius* libre, auquel succède, après une régression, suivie d'un développement progressif, un *deuxième stade nauplien* interne, modifié et adapté à une existence parasitaire, c'est le *Nauplius hémopote*, interne.

4. LE DÉVELOPPEMENT PROGRESSIF

A partir de ce moment l'ontogénèse du Monstrillide va se faire progressivement, d'une façon normale, comme si les conditions du développement étaient celles d'une embryogénie condensée où l'embryon pourvu d'un lécithe abondant développe tous ses organes et appendices avant l'éclosion. Pour étudier cette partie de l'ontogénèse, nous allons, en premier lieu, suivre le développement de la forme extérieure du corps ; en second lieu, nous suivrons la différenciation des organes internes en prenant pour point de départ les ébauches internes du stade nauplien parasite.

a) *Développement de la forme extérieure du corps*

V. fig. 28 à 32, planche VI ; fig. 33 à 37, planche V ; fig. 13, planche II.

L'accroissement de la forme générale du corps se fait par la croissance en longueur et en épaisseur, mais à cause de la formation tout à fait particulière de l'abdomen et de la destinée de l'extrémité caudale, l'on peut considérer deux centres principaux de croissance en longueur, l'un pour l'abdomen, l'autre pour les régions céphalique et thoracique. Pendant que l'allongement et l'épaississement du corps se produisent, le *fourreau cuticulaire* cylindrique s'accroît.

il entoure comme d'un manchon très ample le corps de l'embryon qui s'y trouve toujours à l'aise.

L'abdomen dont nous avons vu la formation est d'abord appliqué étroitement sur la face ventrale de l'embryon, dont il couvre au début la plus grande partie. Mais comme la région antérieure du corps de l'embryon, qui doit donner naissance au céphalon et au thorax, prend un développement considérable, le repli abdominal n'a plus qu'une importance relative de moins en moins grande, comme il est facile de le suivre sur les figures 28 à 37.

Avec l'allongement de la région du céphalon et du thorax, encore indistincts, correspond l'apparition des appendices, et par conséquent l'indication de la segmentation du corps. Comme on le sait, si la 3e paire d'appendices céphaliques (les mandibules) apparaît quelquefois, par contre la 4e et la 5e paires (1res et 2es maxilles) ne se montrent pas.

Les premiers appendices qui apparaissent dans la région ventrale du céphalo-thorax correspondent à la première paire de pattes thoraciques ; ils délimitent donc, en quelque sorte, la région thoracique de la céphalique. Ils naissent sous forme de deux bourgeons saillants (fig. 28 Pth^1), situés à la limite de la région ventrale recouverte par l'abdomen embryonnaire. La croissance plus rapide du corps dans la région thoracique éloigne peu à peu la première patte thoracique du repli abdominal qui la cachait en partie au début. En arrière de cette première paire de membres thoraciques, les suivants prennent successivement naissance. C'est ce que montrent les embryons, d'âge à peu près identique, représentés l'un de profil fig. 29, l'autre par la face ventrale fig. 30[1]. De profil les pattes thoraciques Pth^1, Pth^2, Pth^3 apparaissent comme des bourgeons de moins en moins saillants en se dirigeant vers l'extrémité postérieure ; de face, la région où se produit le bourgeonnement des appendices

[1] La figure 30 et la figure 32 ont été représentées à une échelle plus petite (× 100) que les autres embryons (× 140). Le stade du développement correspond à la phase *Métanauplius* des formes libres.

se montre plus claire, faisant une saillie ventrale, présentant sur la ligne médiane une incision profonde (v. coupes transversales 66 et 67).

Les autres pattes thoraciques apparaissent, la 4e seulement pour les embryons qui se différencient vers le sexe mâle, la 4e et la 5e pour ceux qui deviendront des femelles (fig. 31 et 32). Puis les bourgeons des pattes thoraciques se bifurquent par une division longitudinale, c'est l'origine de l'exopodite et de l'endopodite. Ils restent appliqués sur la face ventrale et se développent en restant accolés contre elle et en se recouvrant d'arrière en avant, à mesure que leurs dimensions augmentent.

L'abdomen conserve toujours sa situation, replié sur la face ventrale, mais il en est toujours de plus en plus distinct ; il recouvre d'abord la première paire de pattes thoraciques, puis à cause de l'accroissement du corps, qui reporte de plus en plus ces appendices vers l'avant, il ne recouvre plus et successivement que la 2e, puis la 3e et, selon les cas, la 4e et la 5e.

La partie terminale de l'embryon, logée dans la pointe postérieure du fourreau cuticulaire et qui est chargée de secréter le cuticule, ainsi que nous le verrons, continue directement le corps au début. La séparation de cette extrémité caudale avec le corps se fait de plus en plus nette. La région où elle s'insère se délimite par une constriction ; elle se distingue du reste du corps par sa transparence plus grande. Tandis que le corps est d'une couleur grisâtre, qu'il est plutôt opaque, la partie terminale est d'une teinte rosée, claire et présente des striations longitudinales.

Puis la différenciation morphologique suit deux voies différentes selon que l'embryon est déterminé vers le sexe ♂ ou vers le sexe ♀. Toutefois un certain nombre de phénomènes restent communs, identiques dans les deux voies, tels que : la séparation des somites thoraciques et abdominaux, l'accroissement des divers appendices, l'articulation des antennes antérieures et des membres thoraciques, l'accroissement maximum des antennes tentaculiformes.

Evolution morphologique du mâle. — Pl. IV, fig. 32; pl. V, fig. 35, 36 et 37. — Elle est concordante avec la différenciation des ébauches internes génitales. Ainsi que nous le savons le mâle est de moitié plus petit que la femelle ; le céphalothorax est d'autre part beaucoup moins développé que dans l'autre sexe. Il résulte de ces différences que, à partir d'un certain âge, il est possible, à la seule inspection de la forme extérieure, de distinguer les embryons mâles des embryons femelles. D'une façon générale, à taille égale, à partir d'une longueur de 0 mm 300, la différenciation extérieure est plus avancée chez les premiers que chez les seconds ; de plus, la longueur et l'épaisseur du céphalothorax est plus petite, toutes proportions gardées bien entendu.

Chez un embryon mesurant 0 mm 340 (de la base du rostre à la courbure abdominale et représenté fig. 32), les pattes thoraciques sont toutes formées et en voie de différenciation, l'articulation des antennes antérieures est de plus en plus nette. Dans l'exemplaire représenté par la figure 32 et choisi à dessein, l'on peut observer que l'accroissement du fourreau cuticulaire a précédé de beaucoup celui du corps, en avant et en arrière. De la pointe antérieure à la pointe postérieure, cette enveloppe mesure 0 mm 850.

Dans la pointe antérieure, il existe un prolongement axial du corps, d'où partent des tractus finement granuleux qui s'attachent aux parois denticulées de l'enveloppe. C'est ce prolongement rostral qui secrète en avant le fourreau cuticulaire. Il atteint à ce moment son maximum d'accroissement, puis se résorbe peu à peu ; mais dans la cavité ainsi produite, les antennes antérieures pourront se développer et elles arriveront à la remplir entièrement (fig. 35 et 37).

De même, l'extrémité caudale du fourreau est considérable et sera plus tard occupée par la partie postérieure du corps de l'embryon, comme nous l'indiquons plus loin.

L'embryon représenté fig. 35 a un fourreau de même longueur que le précédent. Le corps s'est beaucoup accru, les antennes antérieures accolées, serrées l'une contre l'autre, occupent toute

l'extrémité antérieure du fourreau. En arrière la portion caudale du corps est réduite à l'état d'un appendice faiblement rattaché à la courbure thoraco-abdominale. La segmentation du thorax et de l'abdomen et l'articulation des appendices sont nettement indiquées. Les productions sétigères ont apparu et accusent de plus en plus la différenciation morphologique externe.

A ce stade correspond un maximum dans la taille des antennes tentaculaires. La longueur de ces appendices est tout à fait relative, elle varie non seulement avec l'âge de l'embryon, mais aussi avec les conditions favorables qui permettent leur extension. L'embryon ♀ que j'ai représenté fig. 36 (et qui est le même, mais à une échelle plus réduite, que celui de la fig. 35) montre le développement considérable que peuvent atteindre ces tentacules dans des conditions exceptionnelles. Le corps a une longueur totale, avec le fourreau, de 0,780, la longueur des appendices tentaculaires est de 2 millimètres.

Enfin la différenciation morphologique est de plus en plus accusée, et comme la différenciation interne marche de pair, l'embryon parasite commence à présenter les mouvements qui précèdent la sortie. A ce moment (fig. 37), tous les appendices ont acquis la forme qu'ils ont chez l'adulte. Le corps emprisonné dans le fourreau cylindrique, les appendices serrés les uns contre les autres pour occuper le moins de place possible, l'abdomen replié sous la face ventrale et se prolongeant par les longues soies furcales font ressembler le parasite à une nymphe emmaillotée dans un cocon trop étroit.

Le Monstrillide commence à présenter les mouvements précurseurs de l' « éclosion », si l'on peut employer ce terme dans une telle occurence. Les yeux volumineux, pigmentés, quoique devant être considérés comme des organes internes, ne sont pas sans donner une note caractéristique à la différenciation morphologique externe, grâce à leur couleur foncée et à leur taille considérable.

Évolution morphologique de la femelle, pl. IV, fig. 31 ; pl. V, fig. 33, 34 ; pl. I, fig. 13. — L'évolution de la forme extérieure de la

femelle est parallèle à celle du mâle. J'indiquerai seulement les caractères qui lui sont propres.

Le volume considérable des ovaires nécessite un accroissement correspondant de la région céphalothoracique qui les renferme. Aussi chez les jeunes femelles, fig. 32, 33 et 34, cette partie du corps est-elle plus longue et plus épaisse que chez les embryons mâles d'âge correspondant. Au point de vue de la différenciation extérieure des régions du corps et des appendices, les embryons, représentés fig. 35 pour le sexe mâle et fig. 34 pour le sexe femelle, se correspondent sensiblement, et l'on saisit de suite les différences qui séparent ces deux formes. La taille, prise d'une extrémité à l'autre du fourreau, de l'embryon ♂ est de $0^{mm}750$, celle de l'embryon ♀ est de $1^{mm}05$. Outre ces différences, la femelle acquiert une 5e paire de membres thoraciques plus petits que les précédents. D'autre part on observe, chez la femelle, encore placée dans le fourreau cuticulaire, les longues soies génitales de l'abdomen, se développant entre l'abdomen et la face ventrale.

Tandis que la teinte générale du corps chez le parasite ♂ est généralement grise avec des goutelettes huileuses pigmentées en brun rouge, la femelle (fig. 6, pl. II) est d'une couleur vert minéral, comme le sang de l'Annélide ; cette coloration est due aux œufs qui remplissent non seulement tout le céphalothorax, mais s'étendent en arrière dans les divers segments thoraciques jusqu'à la courbure thoraco-abdominale.

Chez les parasites des deux sexes arrivés au terme de leur développement, les antennes logées parallèlement dant l'extrémité antérieure du fourreau sont serrées l'une contre l'autre. Le prolongement rostral a complètement disparu, et la compression mécanique qu'il a subi de la part des antennes n'est peut-être pas sans influence sur sa disparition. La région céphalique se termine par une partie arrondie, sans éminence rostrale. L'extrémité caudale, chargée de sécréter le fourreau en arrière, s'est de plus en plus réduite, à mesure que son importance diminuait, et peu à peu elle s'est résorbée.

b) Différenciation de la structure interne[1]

Productions tégumentaires. — Secrétion de la cuticule. Fourreau cuticulaire. — Son rôle isolant. — Destinée de l'extrémité caudale

Nous aborderons de suite la question des productions tégumentaires parce qu'elle se relie étroitement au développement de la forme extérieure du corps.

Ainsi que nous l'avons constaté dans les pages précédentes, la première cuticule du jeune embryon parasite, d'abord en contact avec toute la surface du corps, ne tarde pas à s'en séparer à mesure que le corps s'accroît. Elle prend peu à peu l'aspect d'un fourreau cylindrique terminé en pointe aux deux extrémités, où elle adhère intimement à l'épiderme superficiel ; mais sur le reste du corps, particulièrement sur la face ventrale, elle s'en sépare complètement, et elle ne participe ni à la formation de l'abdomen ni à celle des membres thoraciques. L'adhérence persiste plus longtemps du côté dorsal. Mais peu à peu une deuxième cuticule mince, revêtant toutes les productions saillantes, appendices et membres, moulée exactement sur toute la surface, se forme à l'abri de la première qui conserve son aspect d'étui ou de fourreau.

C'est aux extrémités postérieure et antérieure que l'adhérence entre le corps et le fourreau persiste le plus longtemps, et cela tant que l'allongement du corps n'est pas terminé ; nous avons vu aussi que la croissance du fourreau est plus rapide que celle du corps.

La partie postérieure s'accroît par une sécrétion cuticulaire de l'épiderme de la région *caudale*. Comme nous le savons déjà, cette extrémité caudale n'est pas l'extrémité postérieure *morphologique* de l'embryon ; cette dernière n'est autre que l'abdomen qui, chez l'embryon, est replié sur la face ventrale. Les deux extrémités, l'une *caudale*, l'autre *abdominale*, sont à un moment donné d'impor-

[1] Figures 65 à 84.

tances à peu près égales : la première dans le prolongement de l'axe du corps, la seconde recourbée vers l'avant et à direction postéro-antérieure (v. fig. 7 dans le texte). Toutes deux communiquent largement par leur cavité avec la cavité du corps. Nous connaissons

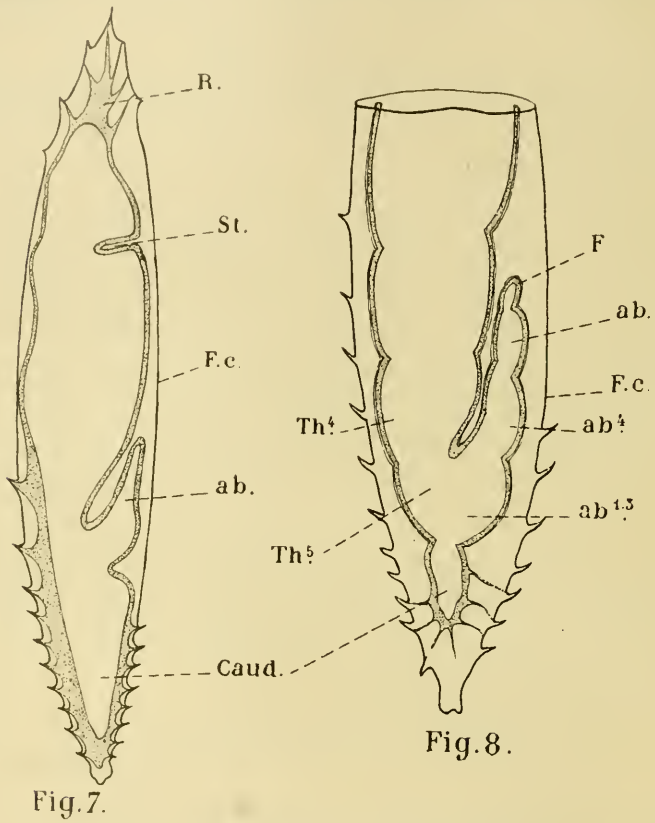


Fig. 7 et 8. — Figures schématiques destinées à faire comprendre les rapports des extrémités caudale, *caud.*, et abdominale, *ab.*

La fig. 7 est une section sagittale d'un embryon de 0mm 250 environ ; la fig. 8 est une section sagittale d'un parasite plus âgé dont on n'a représenté que la partie postérieure.

R, prolongement rostral sécrétant l'extrémité dentelée du fourreau cuticulaire *F. c.* ; *St*, stomodeum ; *ab*, abdomen non revêtu par le fourreau ; *caud.*, extrémité caudale sécrétant le fourreau cuticulaire ; *Th*⁴, *Th*⁵, 4e et 5e somites thoraciques ; *ab*¹·³, *ab*⁴ somites abdominaux ; *F*, furca.

la destinée du prolongement abdominal, il devient l'abdomen de l'adulte. Quel est le rôle et la destinée de l'extrémité caudale ?

Cette dernière est engagée dans l'extrémité terminale du fourreau où elle se moule complètement (V. fig. 27, pl. III, fig. 64, pl. V, fig. 7 dans le texte). Les cellules épidermiques de cette région sécrètent activement la cuticule ; elles forment, fig. 64, des éminences régulières qui donnent aux sections transversales un aspect régulièrement étoilée. Il en résulte que la cuticule, au lieu d'être déposée selon une surface lisse, prend l'aspect d'une enveloppe plissée longitudinalement et présentant des pointes saillantes, sortes d'épines chitineuses disposées en cercles à peu près réguliers.

A mesure que le corps s'allonge dans le fourreau et exige une place de plus en plus grande, l'enveloppe cuticulaire se déplisse peu à peu dans cette région postérieure (v. fig. 25 à 37, particulièrement la fig. 32). Il persiste cependant des épines saillantes qui s'espacent et s'atténuent de plus en plus dans les parties du fourreau les plus éloignées de l'extrémité terminale.

Tant que l'accroissement se fait, la sécrétion de la cuticule se continue activement, puis son importance diminue peu à peu. D'abord en communication très large avec le corps, dans la région de la courbure dorsale (qui correspond à la limite du thorax et de l'abdomen), le point d'attache du prolongement caudal se rétrécit de plus en plus (fig. 8 du texte). Les bords des téguments dorsaux se rapprochent et restreignent l'orifice qui fait communiquer la cavité du corps avec la cavité caudale de plus en plus réduite. Peu à peu les parties de l'extrémité caudale se séparent de la cuticule ; ses parois diminuent d'importance, finissent par se confondre au-dessus de l'orifice thoraco-caudal (fig. 35 et 37) et l'obturent par le fait même de leur rétraction.

Le liquide sanguin, comme le montre la figure 77, qui représente une section passant par la courbure thoraco-abdominale, se partage en deux courants dont l'un pénètre dans l'extrémité caudale (v. fig. 64) et dont l'autre se répand dans l'abdomen.

L'accroissement en diamètre de l'enveloppe se fait par suite du déplissement de l'extrémité postérieure ; toutefois il n'est pas impos-

sible qu'un nouvel apport de chitine se fasse en certains points du corps, particulièrement sur les régions dorsale et latérales, où l'adhérence de la cuticule avec l'épiderme persiste plus longtemps que du côté ventral.

La croissance antérieure du fourreau se fait d'une tout autre manière, et du reste elle est moins active, puisqu'elle est limitée à la production de l'extrémité effilée dans laquelle les antennes antérieures prennent place. Cette partie antérieure est dentelée à la manière du rostre de certains Décapodes, comme, par exemple, les Palémons (fig. 23 à 37 et particulièrement fig. 28 à 32); la sécrétion de la cuticule est produite par un prolongement rostral dont il a été question plus haut. Au début (fig. 27, *R*) le rostre était appliqué contre la cuticule ; puis peu à peu, ses parois se sont rétractées et détachées de la cuticule. Elles ne lui sont restées unies que par des tractus, qui finissent eux-mêmes par se résorber quand l'accroissement terminal prend fin. Puis l'extrémité postérieure se régularise comme je l'ai indiqué plus haut.

*
* *

Rôle isolant du fourreau. — La simple constatation des faits permet de suite de se rendre compte que la sécrétion d'un fourreau permet à l'embryon parasite de se développer à l'abri d'un étui protecteur dont l'extension est corrélative de l'accroissement du corps.

Mais si nous observons les choses de plus près, nous constatons que le résultat de la production de cette enveloppe n'est pas seulement de protéger l'embryon, protection en somme peu utile dans ce milieu interne, mais surtout de l'*isoler*. C'est bien si l'on veut un fourreau protecteur, mais qui, de plus, soustrait l'embryon à l'influence du milieu sanguin. Cette membrane est, en effet, *imperméable au liquide ambiant*. L'on ne trouve jamais de sang, lequel serait décélé par sa couleur verte sur le vivant ou par un coagulum dans les coupes, dans l'espace compris entre le corps de l'embryon et le fourreau qui l'enveloppe de toutes parts.

Il en résulte que le parasite n'est en rapport direct avec le milieu sanguin que par les organes tentaculaires qui y baignent totalement. L'importance physiologique de cette disposition est considérable; elle est, sans aucun doute, l'une des causes de l'évolution progressive du parasite. Grâce à elle, les organes et les tissus de ce dernier sont soustraits à l'action directe du milieu biologique. Le développement s'y fait comme celui d'un embryon protégé par une coque qui l'abrite des influences nocives extérieures. Mais comme le milieu nutritif est externe par rapport à ce fourreau isolant, les appendices adaptés à une fonction nutritive spéciale, c'est-à-dire les tentacules, sont placés en dehors, et l'embryon parasite n'est en relation avec le milieu ambiant que par leur intermédiaire. Si toute la surface du corps baignait directement dans le sang et y puisait sa nourriture par osmose, les conséquences morphologiques de cette disposition seraient, sans aucun doute, considérable et conduirait l'évolution dans une direction constamment régressive pour la plupart des organes.

*
* *

Les épines, dont la présence a été signalée à plusieurs reprises, et qui résultent de la façon particulière dont sont disposées les cellules épidermiques sécrétantes de la région caudale, sont surtout nombreuses vers l'extrémité terminale effilée. Elles sont produites, comme nous l'avons dit, sur toute la longueur de l'enveloppe puisqu'elles existent chez l'embryon très jeune (v. fig. 22 et 23, pl. IV). Mais à cause de l'extension du fourreau, ces productions s'espacent de plus en plus et s'atténuent beaucoup. Elles ne persistent, chez le parasite arrivé au terme de son développement, qu'à l'extrémité du fourreau. Leur présence n'est certainement pas sans maintenir, d'une manière solide, le parasite dans le tronc vasculaire, mais leur rôle est bien plus efficace lors de la sortie du parasite qui, nous le verrons, sort à reculons, et qui, par les mouvements répétés de cette extrémité épineuse et effilée, déchire les parois du corps de son hôte.

Nutrition du parasite. — Structure des tentacules. — Sang.

L'origine des tentacules a été indiquée plus haut chez l'embryon hémopote jeune. Nous allons étudier dans ce paragraphe la différenciation histologique et la fonction de ces organes, producteurs du sang du Monstrillide.

Différenciation histologique des tentacules. — (V. fig. 69, 70, 71, pl. VI). Les tentacules, antennes postérieures modifiées, sont les premiers appendices qui apparaissent sous forme de deux bourgeons creux ectodermiques dans la cavité desquels viennent émigrer des cellules, provenant de la masse embryonnaire centrale. Comme nous l'avons indiqué, ces éléments migrateurs sont accompagnés d'éléments vitellins, restes du lécithe ovulaire.

Les sections transversales du tentacule jeune ou de l'extrémité libre d'un tentacule plus âgé, encore en voie d'accroissement, montrent que l'épiderme sous-cuticulaire est au début formé de cellules prismatiques, régulières. Puis à mesure que l'organe grandit et augmente en diamètre, cette couche périphérique diminue d'épaisseur; les cellules qui la constituent s'aplatissent (fig. 70) et finalement, dans les tentacules âgés, elles s'accolent contre la cuticule externe et forment une mince membrane parfois difficile à discerner (fig. 71).

Les cellules internes constituent une couche irrégulière, s'appuyant par leurs parties basilaires sur l'épiderme sous-jacent et libres par leurs extrémités internes. Cette disposition leur donne l'aspect des épithéliums amœboïdes digestifs des Cœlentérés et des Platodes. Cet aspect s'accentue de plus en plus dans les tentacules âgés, à tel point qu'il est parfois impossible de distinguer, dans cette couche, une limite nette du côté interne; leurs extrémités libres baignent dans la lacune centrale de l'appendice remplie par le liquide sanguin.

Comment fonctionnent ces organes? A considérer la structure histologique des parois, formées : 1° de la cuticule externe revêtante; 2° de l'épiderme de plus en plus réduit ; 3° de la couche des cellules

internes amœboïdes et à contenu abondant, il est facile de constater que ces dernières sont les seules actives. Dans les échanges osmotiques qui se font à travers ces parois, il est vraisemblable que la cuticule et l'épiderme ne jouent que le rôle de membranes inertes; il n'en est pas de même pour la couche interne dans les phénomènes d'échange.

Le *contenu des cellules amœboïdes* présente un liquide abondant, tenant en suspension des granulations nombreuses et des petites gouttelettes réfringentes huileuses ou graisseuses. C'est la présence de ces derniers éléments qui donne aux tentacules leur aspect granuleux et leur opacité caractéristique. La majeure partie du cytoplasme et le noyau de ces éléments sont situés dans la région basilaire, adhérente à la couche épidermique, c'est-à-dire dans le point le plus voisin de l'absorption du sang de l'hôte.

La production du sang du parasite. — Comme on le sait, le sang du parasite remplit la cavité centrale de l'organe tentaculaire, et de là il est dirigé dans les lacunes du corps. Il est facile d'en suivre le mouvement dans l'examen du parasite vivant. Le sang de ce dernier est-il identique au sang de l'hôte qu'il habite? L'étude de ce liquide pris dans l'organe tentaulaire même, va nous permettre de répondre à cette question.

Nous savons que le sang de la Salmacyne est vert, coloré par la chlorocruorine; le sang du parasite, lui, est incolore. Il n'y a donc pas eu simple passage osmotique à travers les parois du tentacule. Ou bien la chlorocruorine ne traverse pas les parois ou bien sa constitution chimique est modifiée; quelle que soit la modification subie, il est évident que les parois ou mieux les cellules amœboïdes interviennent activement dans cette occurence. L'action modificatrice des cellules amœboïdes ne se borne pas, sans doute, à cette simple décoloration, et il est vraisemblable que la transformation chimique du sang de l'hôte est plus considérable.

Au point de vue histologique, le sang du Copépode renferme des éléments nucléés ou hématies elliptiques de très petite taille. Ils

sont produits dans les tentacules mêmes où l'on observe fréquemment des plaquettes semblant constituées par ces amas d'hématies (fig. 71).

Système nerveux et organe des sens.

1° *Différenciation de l'ébauche neuro-sensorielle.* Résumons d'abord les transformations subies par l'ébauche commune neuro-sensorielle, telles que nous les avons décrites précédemment chez les divers embryons.

Chez le jeune parasite interne, soit encore dans les téguments, soit dans la cavité générale ou à son arrivée dans le système sanguin, les cellules ectodermiques internes formant l'ébauche neuro-sensorielle sont groupées dans la région antérieure du corps ; elles sont sphériques, toutes semblables et renferment les restes dissociés de l'œil nauplien.

Dans la suite, on voit apparaître des éléments clairs, allongés, lesquels finissent par se disposer normalement à la surface et forment un amas épithélial dorsal (fig. 56 et 60), au milieu des éléments plus petits et sphériques de la masse commune, c'est l'ébauche sensorielle qui donnera naissance aux trois yeux si développés du Monstrillide.

2° *Système nerveux.* Le développement des yeux et la modification consécutive qui en résulte dans leur situation respective rejette le cerveau un peu en arrière, la limite antérieure de ce dernier est indiquée par les trois yeux contre lesquels il vient buter. Puis l'accroissement transversal du corps, beaucoup plus considérable que celui du cerveau, amène la séparation de ce dernier d'avec les parois ; finalement le cerveau constitue une masse isolée des téguments et fixée aux yeux dans sa partie antérieure (fig. 35, 37, 34, 1 à 6, *Cer*).

Les neurones de la région cérébrale restent toujours d'une taille relativement minime. Leur différenciation ne diffère en rien des éléments semblables des autres crustacés inférieurs (V. fig. 56, 60, 65). Aussi je n'insisterai pas sur ce point.

Quant à la chaîne nerveuse dont nous avons vu l'ébauche double, elle forme un cordon ventral simple chez la femelle, un cordon ganglionnaire céphalothoracique chez le mâle.

3° *Développement et structure des yeux.* La persistance de l'œil frontal nauplien et la question des homologies des organes visuels tripartites des Entomostracés, qui s'y rattache étroitement, ont fait l'objet de recherches dont les résultats sont peu concordants.

Déjà, l'on a observé, sur des Décapodes adultes la présence simultanée des vestiges de l'œil nauplien et des deux yeux composés ; mais chez les Entomostracés où les organes visuels adultes occupent la place de l'œil frontal larvaire, la destinée de ce dernier est chose encore fort obsure. Les transformations et le développement de ces organes dans le cours de l'ontogénèse peuvent seuls nous renseigner d'une façon précise; lorsque l'on aura suivi l'organogénie des organes visuels chez un certain nombre d'Entomostracés, l'on pourra donner à la solution de ce problème une réponse suffisamment générale. J'apporte, quant à moi, non pas une réponse pour tous les Copépodes, mais les documents que m'a fournis l'étude embryologique des Monstrillides.

Pour traiter l'ensemble de cette question, nous allons reprendre, en les résumant, les documents épars dans les divers endroits de ce travail.

Nous avons vu que l'œil frontal de la larve Nauplius issue de l'œuf présente la forme caractéristique en X (fig. 8). Cet organe visuel est relativement très développé à la fois par sa taille et par sa structure ; il possède des lentilles réfringentes dans les concavités des branches de l'X et une lentille dans leur écartement antérieur. Lorsque le Nauplius pénètre dans les téguments de l'hôte, l'œil conserve sa forme et sa structure (fig. 9, fig. 40) ; puis ses éléments se disjoignent, il persiste pendant quelque temps un amas pigmentaire dont la couleur brun-rougeâtre permet d'en constater l'existence (fig. 20ᵃ, 20ᵇ, 21ᵃ, 21ᵇ, 22, 43, 45, 48, 51). Finalement les derniers

vestiges de cet œil diffluent dans la masse ectodermique neuro-sensorielle, dans laquelle ils sont plongés et où ils disparaissent complètement.

L'œil frontal nauplien disparaît donc dans l'ontogénèse des Monstrillides sans laisser aucune trace. Remarquons que cette disparition de l'œil nauplien ne résulte pas directement de la pénétration dans l'hôte. La transformation des éléments naupliens en une masse cellulaire indifférenciée ne se fait sentir qu'après la pénétration dans les tissus; c'est même le seul organe différencié qui persiste aussi longtemps dans les conditions nouvelles de l'existence parasitaire à l'intérieur d'un hôte.

Puis une ébauche épithéliale sensorielle s'établit, comme nous l'avons vu, aux dépens de la masse ectodermique profonde (fig. 56 et 60). Au stade parasite nauplien, l'ébauche sensorielle est formée d'éléments clairs, allongés, disposés dorsalement en un épithélium régulier, reposant sur l'ébauche cérébrale (fig. 60, pl. XI). L'œil tripartite ou mieux les trois yeux de l'adulte vont se former par la différenciation de cette masse épithéliale unique.

Lorsque l'embryon acquiert des rudiments de pattes thoraciques, et qu'il atteint une longueur de $0^{mm},25$ à $0^{mm},3$, l'œil apparaît intérieurement et par transparence, sous la forme d'une tache pigmentaire dorsale, encore très claire (fig. 28 et 29). A cet état correspond une structure de l'ébauche représentée dans la figure 65, pl. IV. La disposition des éléments visuels est encore épithéliale, mais elle consiste en trois amas distincts. Chacun de ces derniers est entouré par une production pigmentaire en forme de coupe dont les parties convexes sont tournées vers le cerveau sur lequel elles reposent. Cette sécrétion est produite par des cellules plus profondes disposées sur le fond des coupes.

Les cellules affectent encore dans chacune la disposition épithéliale, mais à cause de la forme spéciale des parties, elles sont plus effilées dans la profondeur et plus larges au contraire vers la surface. Le pigment est sécrété en un dépôt de plus en plus épais et les

régions tangentielles des trois coupes finissent par avoir une partie pigmentaire commune.

La position des trois yeux en voie de différenciation est encore celle de l'ébauche épithéliale primitive : tous trois occupent la région dorsale céphalique : l'un médian dorsal, deux latéraux et dorsaux.

Les yeux subissent ensuite les changements suivants : 1° le pigment augmente considérablement ; 2° chaque œil s'accroît en volume ; 3° l'œil médian dorsal gagne la face ventrale, par un mouvement de rotation de 180° dans le plan sagittal, et devient médian ventral.

Extérieurement et par transparence, l'œil se montre de plus en plus nettement grâce au pigment dont la quantité augmente et dont la coloration s'accentue. (fig 32 à 37, fig. 1 à 6 et particulièrement fig. 2[b]).

Nous avons vu la disposition des yeux chez l'adulte, en structure macroscopique (fig. 2[b]) ; chez le Monstrillide encore parasite, où les yeux ont acquis leur structure et pris leur situation définitives, les yeux sont plus faciles à étudier parce que le pigment, tout en y étant déja fort abondant, est moins vivement coloré ; il est par conséquent un obstacle moins grand pour l'observation. La coupe transversale, représentée (fig. 68). rencontre les trois yeux selon leur plan de symétrie ; elle permet de se rendre compte de la différenciation de chacun deux et de leurs rapports généraux.

Les trois coupes visuelles ont augmenté considérablement de volume, à tel point qu'elles occupent presque toute la section transversale ; il s'agit d'un Monstrillide mâle, et c'est dans ce sexe que les yeux sont le plus développés. Les deux yeux latéro-dorsaux ont conservé leur situation et sont placés symétriquement du côté dorsal. L'œil médian impair, de dorsal qu'il était primitivement, est devenu ventral et légèrement antérieur par rapport aux deux autres. Le mouvement de déplacement de cet œil est facile à saisir ; il est provoqué par l'augmentation du volume des trois yeux. Cet œil médian se trouve comprimé entre les deux latéro-dorsaux, et la compression qu'exercent sur lui ses deux congénères est assez comparable à la compression d'une sphère placée entre deux autres ; les

deux sphères externes agissant sur l'interne font accomplir à cette dernière un mouvement de glissement. Celui-ci, dans notre cas, s'effectue en avant, les trois coupes restant tangentes, par leur portion profonde hémisphérique.

Pendant ce phénomène, les trois yeux restent pour ainsi dire toujours adossés et unis par leur pigment commun. La rotation de l'œil médian qui l'amène à être successivement médian antérieur puis médian ventral est accomplie bien avant la fin de l'existence parasitaire.

A cause de ce mouvement et de l'extension des organes visuels, il s'ensuit que le cerveau, qui primitivement (fig. 65) s'étendait sous la masse commune des yeux, est maintenant limité en avant par les trois yeux contre lesquels il se termine. Cette disposition ne nécessite pas l'existence de nerfs optiques distincts, puisque les organes visuels reposent immédiatement sur les neurones cérébraux.

Les trois yeux présentent une structure identique. Chacun se compose : 1° d'une cellule axiale, centrale ; 2° de huit cellules entourant celle-ci et disposées en un cercle régulier autour de la cellule axiale ; 3° de quatre cellules occupant le fond de la coupe entre le pigment oculaire. (V. fig. 68 et fig. 2b.)

La cellule axiale et les huit cellules disposées autour d'elle sont identiques comme structure ; ce sont des bâtonnets rétiniens. Observées par la surface, leur contour a l'aspect d'un polygone à peu près régulier (pentagonal ou hexagonal) ; c'est l'aspect que présente l'œil lorsqu'il a été soumis à l'action d'un réactif fixateur, qui rend visible les limites des éléments visuels. Mais sur le vivant, cette masse centrale a un aspect très réfringent, et il est impossible d'y distinguer les éléments qui composent l'organe.

Les sections transversales rencontrent d'une part la cellule centrale, occupant l'axe, et deux autres cellules. Leur contenu se colore faiblement, la partie superficielle se colorant davantage, formant une sorte de zone plus sombre dans le dessin, laquelle correspond du reste à la partie qui est la plus claire et la

plus réfringente sur l'œil examiné à l'état frais. Le noyau, dont la chromatine est condensée en un nucléole central, occupe le tiers inférieur de chacun de ces éléments.

Les quatre cellules qui occupent le fond de chaque coupe sont accolées immédiatement contre le pigment. Elles sont plus larges et plus épaisses vers le fond de l'hémisphère, où le noyau est logé, et elles s'amincissent vers la surface, où elles se prolongent par une partie mince qui se soude aux parties correspondantes des cellules semblables, formant ainsi une sorte d'enveloppe périphérique complète.

Le pigment des trois yeux, distinct dans la région externe de chacun d'eux, est commun vers le centre. Il en résulte que les trois organes visuels sont pour ainsi dire cimentés par la substance pigmentaire. Cette dernière est sécrétée par des éléments cellulaires disposés extérieurement par rapport à l'ensemble de chacune des trois parties constitutives. (On les aperçoit fig. 65 et 68 *c. p.*).

L'œil des Copépodes a été principalement étudié par Grenacher [1], Claus (**90**), Parker [2], pour ne citer que ceux des travaux qui ont trait à des connaissances d'ensemble sur cet organe.

Claus, dans son mémoire, donne même quelques indications sur les organes visuels du g. *Monstrilla* (**90**. pl. XXVII, taf. III, fig. 14-16); mais les quelques lignes qu'il y a consacrées, ainsi que les dessins, n'ont trait qu'à leur aspect extérieur.

Le développement et la structure des organes visuels des Monstrillides apportent quelques faits intéressants sur les homologies et l'interprétation des diverses parties qui les composent.

Les organes visuels des Copépodes, avec leurs trois parties constitutives, l'une médiane, les deux autres latérales, ont été considérés : 1° comme formant un œil impair tout à fait particulier aux

[1] Grenacher. — Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, insbesondere der Spinnen, Insecten und Crustaceen. — Göttingen, Vandenhœck et Ruprecht, 8 — 188 p., 11 taf., 1879.

[2] Parker, G. H. — The Compound Eyes in Crustaceans. *Bulletin of Mus. of. Comp. Zoology at Harvard College*. Vol. XXI, n° 2. 1891.

Entomostracés et dérivant par un perfectionnement progressif de l'œil frontal en X du Nauplius ; 2° ils ont été considérés d'une manière tout autre : la partie médiane correspond à l'œil frontal, tandis que les parties latérales ne sont autres que les yeux composés latéraux des autres Crustacés. Claus soutient cette manière de voir pour les organes visuels des *Pontelliens*, dont les trois parties disjointes représenteraient : l'antéro-médiane, l'œil nauplien ; les deux latéro-dorsales, les yeux latéraux composés des autres Crustacés. Pour d'autres Copépodes (Peltidiens), le même auteur admet que les trois parties constitutives de l'œil correspondent toutes trois à l'œil nauplien impair.

Chez les Monstrillides, nous avons vu que l'œil nauplien disparaît entièrement, qu'il est remplacé par une nouvelle ébauche épithéliale, laquelle produit les organes visuels tripartites de l'adulte. En conséquence, l'œil *nauplien impair* ne correspond pas, chez les Monstrillides, à l'une des parties ou aux trois parties de l'œil, lequel est un organe nouveau chez l'adulte. Mais cette conclusion, exacte pour les Monstrillides, peut ne pas l'être pour les autres Copépodes, à cause des conditions particulières d'histolyse et d'histogénèse, qui résultent des changements dans les conditions ontogéniques, amenés par la vie parasitaire.

Stomodeum

L'invagination stomodéale n'apparaît, chez l'embryon hémopote, qu'après la formation des tentacules ; elle est indiquée chez le parasite jeune de $0^{mm},075$ à $0^{mm},080$; elle s'accroît, comme nous l'avons vu, chez l'embryon nauplien et atteint son maximum de développement chez les Monstrillides encore parasites internes ; chez l'adulte, en effet, le pharynx n'est plus qu'un tube chitineux, et les cellules ectodermiques qui le revêtent sont réduites à une couche dont la structure épithéliale est difficile à distinguer. Comme nous l'avons vu chez les embryons jeunes, le *stomodeum* est au début un tube presque plein (fig. 56 et 60) de chitine, revêtu par les cellules ectodermiques.

L'étude du *stomodeum* chez un embryon plus avancé, long de 0mm,400 montre mieux la structure ; la coupe transversale, figure 73, passe par l'axe de cette production. Comme on le voit dans cette section, il s'agit bien d'une invagination creuse, dont les cellules régulières ont un aspect épithélial et sécrètent, vers la lumière du tube stomodéal, une couche de chitine plus épaisse près de l'orifice buccal. Toujours ce tube reste fermé à son extrémité interne, il est entouré de toutes parts par le massif nerveux qui représente le collier péri-œsophagien.

L'endoderme indifférencié et inutilisé

Bien qu'il ne se forme jamais de mésentéron, les éléments qui doivent le produire existent. J'ai indiqué plus haut que, de la masse commune endo-mésodermique, des cellules, se séparent et viennent se placer en avant, contre le cerveau. Chez les embryons dont les organes génitaux se différencient et commencent à être distincts, il se produit une démarcation nette entre eux et les éléments endodermiques qui se sont séparés de la masse commune. L'amas endodermique semble même bien plus adhérer au cerveau, contre lequel il est appliqué, qu'à la glande génitale dont il est éloigné et avec laquelle il n'a plus aucun rapport.

Dans tout le cours du développement, ces éléments restent indifférenciés, ils se colorent fortement et apparaissent à cause de cela, d'une façon très évidente, dans les embryons montés *in toto*, ou dans les coupes transversales. La section représentée figure 73 permet de se rendre compte de leur structure et de leurs rapports avec le *stomodeum*. Celui-ci vient se terminer contre la masse des grosses cellules endodermiques *End*. La forme de ces dernières est légèrement polyédrique par compression réciproque. Leur noyau est volumineux, très chromatique, et leur contenu cytoplasmique granuleux, de structure compacte. Le nombre des éléments composant cet amas, qui persistera avec cet état indifférencié jusque chez l'adulte, est relativement minime.

Chez les embryons avancés et chez l'adulte, le rudiment endodermique a conservé son caractère d'ébauche embryonnaire, il est comme appendu postérieurement sur le cerveau, avec sa position morphologique contre l'extrémité terminale imperforée du *stomodeum*. (V. fig. 27, 32 à 37, *End.*).

Système musculaire

On sait déjà, par l'étude de l'anatomie de l'adulte, quelle est la disposition du système musculaire chez les Monstrillides. Dans les deux sexes, la musculature est constituée sur un plan uniforme ; mais tandis que la musculature céphalo-thoracique du ♂ est très développée, celle de la femelle est réduite dans cette région à la musculature du premier segment thoracique soudé au céphalon (V. plus haut l'*Adulte*).

Le système musculaire a la même origine dans les deux cas. Il dérive d'éléments qui se détachent de l'ébauche mésodermique centrale et qui vont se fixer sur les parois du corps pour y former les faisceaux primordiaux. Ces derniers ont déjà une position nettement déterminée chez les embryons de $0^{mm},3$ à $0^{mm},4$ de long. (V. fig. 67, 73, 74, 75.) Les cellules primordiales sont placées contre l'ectoderme où elles ont une disposition symétrique ; ce sont des cellules prismatiques en nombre correspondant à celui des faisceaux musculaires. Leurs modifications intimes, pour se transformer en substance musculaire, se font selon le processus ordinaire. Il suffit de parcourir rapidement les différents dessins de coupes transversales pour suivre succinctement la transformation du système musculaire.

Substances de réserve. — Certaines cellules mésodermiques comprises dans les faisceaux musculaires des embryons présentent une vacuolisation qui est le point de départ de la production des substances de réserve (Pl. VI, fig. 75). Ces dernières sont disposées, nous l'avons vu, sur les muscles striés de l'adulte ; elles sont représentées par des gouttelettes réfringentes dans les différents points du

corps. Une même cellule vacuolisée produit un certain nombre de ces gouttelettes.

Organes génitaux

Ébauche indifférente. — L'ébauche génitale se sépare de très bonne heure de l'amas mésodermique central. Ces cellules sont, comme nous l'avons vu, chez l'embryon jeune, en voie active de multiplication. Elles présentent le même aspect et les mêmes dimensions dans toute l'étendue de la masse. Mais chez l'embryon de $0^{mm},120$ que nous avons étudié ensuite, l'on peut déjà remarquer, sur les parties latéro-verticales de la masse mésodermique, des cellules qui s'en distinguent et qui sont plus nettement visibles dans l'embryon correspondant au stade nauplien interne (*G*, fig. 57, fig. 61).

Ces éléments sont d'une taille plus petite, leur noyau est plus chromatique; dans l'embryon nauplien, ils se groupent régulièrement ; ils constituent alors deux amas latéraux et ont une disposition rayonnante (fig. 61). Ces deux ébauches génitales sont placées tout contre les lacunes sanguines latérales.

Il n'est pas encore possible, à ce stade, de distinguer leur différenciation en ovogonies ou en spermatogonies. On peut cependant prévoir cette évolution, comme je l'indiquerai plus loin, par le nombre des embryons qui sont hébergés dans un même hôte. Mais la structure intime des ébauches genitales ne peut le déceler, et ce n'est que chez l'embryon plus âgé, lorsqu'il a atteint une taille de $0^{mm},3$ et plus qu'il est possible de suivre l'évolution de l'ébauche sexuelle en testicule ou en ovaire.

Différenciation des organes mâles. — L'ébauche génitale, d'abord limitée à la région céphalothoracique médiane, s'étend d'avant en arrière (fig. 61 et 66) et forme deux bandes cellulaires qui, dans la partie postérieure (fig. 67) présentent une disposition très régulière de leurs éléments, s'associant en un canal à parois épithéliales, origine du spermiducte. En avant, les éléments de ce canal se continuent directement avec les éléments de la glande mâle.

Les cellules de la partie antérieure de l'ébauche se multiplient rapidement et forment deux masses de spermatogonies, situées dans la région moyenne du céphalothorax (fig. 35 et fig. 78). Les testicules ont chacun l'aspect d'une masse conique, dont la base est tournée vers l'extrémité céphalique. Les produits sexuels mâles à leur maturité s'engagent peu à peu dans les spermiductes (fig. 79, 80, 81, fig. 37). L'extrémité antérieure de ces derniers s'est contournée en S, disposition très fréquente chez les Copépodes, et qui, souvent, est plus complexe chez beaucoup d'entre eux. Lorsque les produits sexuels mâles arrivent dans les canaux déférents, une sécrétion des parois les englobe dans un long spermatophore cylindrique contenu dans chacun des canaux. Les deux spermatophores gagnent peu à peu l'extrémité postérieure du corps, c'est-à-dire le premier segment abdominal où sont situés les orifices génitaux. Ce déplacement des spermatophores se fait pendant l'existence parasitaire, de telle sorte que, lorsque le parasite du sexe mâle est sur le point d'abandonner son hôte, les deux spermatophores sont engagés dans la partie basilaire des appendices génitaux. (V. plus haut, l'*Adulte*.)

Différenciation des organes femelles. — La différenciation des organes génitaux femelles se fait, comme pour les organes mâles, parallèlement à la différenciation morphologique; elle est terminée également quand le parasite est sur le point de devenir libre.

L'ébauche génitale femelle, localisée tout d'abord dans la région du céphalothorax, chemine peu à peu vers l'arrière, pénétrant dans la région thoracique proprement dite, où elle s'organise en un oviducte (fig. 74, 75, *Ovd.*; fig. 33).

Dans leur région antérieure, les deux ébauches génitales se fusionnent en une masse ovarienne commune (fig. 74); mais les deux glandes restent distinctes sur la plus grande partie de leur étendue dans le céphalothorax, et elles se continuent en arrière, à travers les segments thoraciques, avec les deux oviductes ; ces derniers sont les prolongements des glandes sexuelles ; ils dérivent de la même ébauche. (Fig. 75, fig, 33 et 34.)

Les deux oviductes ont leurs parois formées de cellules régulières, d'aspect granuleux, qui sécrètent une substance que l'on peut observer dans les canaux oviductaires des femelles parasites assez avancées (fig 84[a], 84[b], *Ovd*). Cette sécrétion de mucus est vraisemblablement destinée à agglutiner les œufs dans le sac ovigère. La partie terminale des oviductes est composée de cellules plus volumineuses, et cette région est d'aspect plus glandulaire, sans qu'il y ait de glandes distinctes anatomiquement (V. fig. 1, 2, 6, fig. 82, 83, 84[a], 84[b], v. *Morphologie* et *Anatomie de l'Adulte*).

5. *Détermination du sexe*

Les parasites, qui ont pénétré dans le système circulatoire d'un hôte ne deviennent pas indifféremment mâles ou femelles.

Pendant assez longtemps, il est difficile de dire, comme nous venons de le voir, si l'ébauche indifférente génitale évoluera en une glande mâle ou une glande femelle. Toutefois, certaines conditions extrinsèques déterminent le sexe, et ces conditions résultent elles-mêmes du nombre des embryons qui ont pénétré dans l'intérieur d'un seul hôte.

Lorsque deux ou trois embryons ont pénétré et se développent dans un même hôte, ils donnent tous des mâles (fig. 11, 14, 15, pl. III).

Si un seul embryon pénètre et se développe dans une même Annélide, il peut devenir mâle ou femelle (fig. 12).

Pour donner naissance à une femelle, il faut que l'embryon soit unique dans l'hôte ; un seul embryon peut donner un mâle, mais il n'existe jamais deux femelles à la fois.

Deux fois seulement, sur des milliers de cas observés, j'ai constaté l'existence simultanée d'un embryon mâle et d'un embryon femelle dans un même hôte (fig. 10). Je n'ai pas fait le dénombrement des Salmacynes infestées que j'ai examinées dans le cours de mes recherches, mais ce nombre est suffisamment considérable pour considérer ce cas comme exceptionnel.

Mâles nains[1]. — Lorsque les embryons sont nombreux et dépassent le chiffre de quatre ou cinq dans une même Annélide, ils évoluent en mâle comme je l'ai indiqué. Mais si dans cette évolution vers le sexe mâle tous les individus ont les caractères morphologiques du mâle, ils n'en ont pas toujours l'attribut essentiel, c'est-à-dire la glande sexuelle même. Ces individus sont de taille plus petite, ils ne dépassent pas la moitié ou le tiers de la largeur normale. Le céphalothorax est plus grêle, et l'aspect général de ces mâles nains est celui d'individus amaigris sous l'influence d'un régime nutritif insuffisant. Les organes génitaux apparaissent bien ; chez certains même l'on remarque des vestiges de testicules, mais chez beaucoup, du moins à la fin de leur évolution morphologique, on n'en trouve plus aucune trace.

La raison de cette dégénérescence est facile à saisir; la taille moyenne d'une Salmacyne étant de 5^{mm} (sans les branchies), il est difficile pour elle d'héberger beaucoup de parasites dont la taille définitive est de 1^{mm} à $1^{mm},2$ pour les mâles, de 2^{mm} à $2^{mm},4$ pour les femelles, non comprise la place qu'occupent les longs appendices tentaculaires.

D'autre part, lors même qu'un embryon parasite est unique et qu'il est seul à profiter de la nourriture prélevée sur son hôte, il donne naissance à un mâle lorsqu'il est dans une situation défavorable relativement à l'espace où il peut s'étendre. C'est ainsi que parfois certains parasites se logent à l'extrémité de l'abdomen, leur région céphalique venant buter pour ainsi dire contre la paroi du dernier segment de l'Annélide, ou bien que d'autres se logent dans un des vaisseaux de la région antérieure du corps. Dans le premier cas, les tentacules sont obligés de se replier en arrière pour puiser la nourriture dans le milieu sanguin ; dans le second cas, le corps du Monstrillide se trouve comprimé dans l'espace limité de la région antérieure du thorax. Le cas de l'embryon figuré (Pl. VI, fig. 42)

[1] De Varigny, Recherches sur le Nanisme expérimental. *Journ. Anat. et Phys.*, 1894.

en est un exemple. Le corps du parasite logé dans le vaisseau afférent de la branchie, contre le cerveau, a comprimé ce dernier, ses tentacules se sont étendus dans des vaisseaux adjacents, et l'un d'eux contournant la boucle post-cérébrale (fig. 13) est sectionné dans la même coupe transversale. Dans ces différents cas de situation anormale, les parasites deviennent toujours des mâles.

En résumé, la multiplicité des embryons parasites dans un même hôte détermine le sexe mâle ; l'excès du nombre des embryons engendre le nanisme avec les caractères morphologiques du mâle et la disparition des glandes sexuelles. La présence d'un seul embryon dans un même hôte détermine soit le sexe femelle, soit le sexe mâle. Mais il n'y a jamais plusieurs femelles à la fois ; tout à fait exceptionnellement l'on peut observer un mâle et une femelle dans un même hôte.

Les conditions de nutrition d'une part, les conditions d'espace d'autre part, déterminent le sexe chez les Monstrillides ; des conditions défavorables de nutrition et d'espace déterminent le sexe mâle ; le sexe femelle est déterminé par les conditions favorables d'espace et de nutrition. Le nanisme est engendré lorsque le nombre des embryons étant considérable, les conditions d'espace et de nutrition sont très défavorables. Il y a de plus atrophie partielle ou complète des glandes génitales, et ce fait est à rapprocher des observations publiées par Marchal à propos de l'influence de la nutrition sur le développement des glandes génitales, et que cet auteur désigne sous le nom de *castration nutriciale* [1].

De plus, comme la détermination sexuelle est la conséquence du nombre des embryons qui pénètrent dans un hôte : il en résulte que, chez les Monstrillides, le sexe n'est déterminé que très tard dans l'ontogénèse. Pour ces Copépodes au moins, il est donc impossible que le sexe soit déterminé dans l'œuf.

[1] P. Marchal. — La castration nutriciale chez les Hyménoptères sociaux, *C. R. Soc. Biologie*, IV, p. 556-57.

6. — Orientation et rapports généraux du parasite et de l'hôte.

1° *Cas d'un seul parasite.* — Lorsqu'un parasite se développe seul dans une Salmacyne, il est orienté de telle façon que son extrémité céphalique est tournée vers l'extrémité postérieure de l'Annélide (fig. 12) : comme d'autre part, il est logé, presque toujours, dans le vaisseau ventral, sa face ventrale est tournée vers le tube digestif de l'hôte : en conséquence le dos du parasite est appuyé sur les téguments ventraux de l'Annélide. L'orientation du parasite et celle de l'hôte qui l'héberge sont donc inverses à tous les points de vue [1]. Parfois le parasite est légèrement de côté relativement à l'hôte, c'est ce qui arrive notamment à la fin de l'évolution parasitaire.

Cas de plusieurs parasites. — (Fig. 10, 11, 14, 15 ; fig. 18). Lorsqu'il y a plusieurs parasites, l'orientation de chacun d'eux dans le sens antéro-postérieur est toujours inverse de celle de l'hôte. Si ces parasites sont situés les uns derrière les autres (fig. 10 et 14), chacun d'eux s'oriente comme dans le cas où il serait seul.

Si plusieurs parasites sont réunis dans une même région du corps de l'Annélide (fig. 11 et 15), leur orientation dorso-ventrale n'est plus la même que dans le cas d'un parasite unique.

Prenons le cas de deux parasites superposés dans le sens dorso-ventral de l'Annélide (fig. 11). Les embryons sont placés ventre contre ventre, l'un tournant le dos au tube digestif de l'Annélide, l'autre au contraire ayant la face ventrale tournée de ce côté.

Lorsque trois, quatre parasites ou même davantage sont réunis dans la même région de l'Annélide, ils sont orientés de telle façon que leurs faces ventrales soient tournées les unes vers les autres, ou, pour employer une comparaison, ils forment un cercle, et leur face ventrale est placée vers le centre du cercle. C'est ce que montrent les figures 15 et 16.

[1] Dans la figure 12, ainsi que dans les fig. 10 et 11, on a supposé, pour rendre les parasites plus facilement visibles, que le corps de la Salmacyne était comprimé de telle façon que le parasite, sous l'influence de la compression, est légèrement rejeté de côté. C'est ce qui se passe dans l'observation sous un couvre-objet. La fig. 14, de profil, montre les relations plus exactes des parasites et de l'hôte.

Dans le cas d'un plus grand nombre de parasites encore réunis dans une même région, l'orientation se fait de la même manière. La figure 86 (v. explication des planches) est la représentation d'une coupe transversale dans laquelle le rasoir a sectionné six parasites et quatre tentacules.

7. Action du parasite sur l'hôte

Déformations externes et internes. — L'action exercée sur l'hôte par le parasite ne se manifeste que lorsque ce dernier a atteint une certaine taille. Elle est, bien entendu, plus ou moins marquée, selon le nombre des parasites, ou selon leur sexe. Lorsqu'il s'agit d'une femelle, dont la longueur atteint 2^{mm} à $2^{mm}4$, c'est-à-dire d'une taille équivalant à la moitié de celle du corps de la Salmacyne (fig. 12), sans tenir compte des tentacules, la déformation occasionnée par sa présence est facilement visible à l'œil nu. Dans ce cas, la Salmacyne infestée (extraite de son tube bien entendu), est reconnaissable à la courbure caractéristique qu'elle présente. Le parasite étant légèrement courbé, de telle façon que sa face ventrale est concave, il en résulte que la concavité est dorsale pour l'Annélide (fig. 12 et fig. 14). Beaucoup de Salmacynes infestées présentent cette déformation extérieure.

Lorsque plusieurs parasites sont réunis en un même point (fig. 11 et 15), ils provoquent naturellement une saillie très appréciable extérieurement.

La présence d'un ou plusieurs parasites amène les phénomènes suivants, sur lesquels il est inutile de s'étendre : 1° la distension directe de la partie du système vasculaire correspondant ; 2° la distension indirecte des parois du corps ; 3° la compression de certains organes, en particulier le tube digestif. A ces phénomènes purement mécaniques, s'ajoute, d'une part, un *amaigrissement* général des divers organes provoqué par une nutrition insuffisante, et, d'autre part, la suppression de certains d'entre eux, les organes génitaux

mâles et femelles. Enfin l'infestion supprime la reproduction schizogonique.

Les coupes transversales (fig. 16, 17, 86), montrent suffisamment les phénomènes d'amaigrissement provoqués par la présence du parasite. Pour que la comparaison soit plus facile à saisir, j'ai représenté, figure 85, une coupe transversale normale de la région thoracique d'une Salmacyne non infestée, et à côté, figure 86, une coupe transversale de la même région d'un individu infesté par plusieurs parasites. Des phénomènes analogues peuvent s'observer dans les sections représentées dans les figures 15 et 16.

Les téguments sont devenus très minces. L'épiderme ventral (fig. 85), formé ordinairement de cellules columnaires, avec nombreuses cellules à mucus, constituant ce qu'on appelle le bouclier chez les Serpuliens, est réduit à une couche dont les éléments aplatis sont difficiles à distinguer. Les quatre faisceaux musculaires longitudinaux ont suivi la distension des téguments ; ils se sont allongés, et leurs fibres, accolées sur les parois du corps, forment des bandes à peine distinctes. Quant aux deux cordons nerveux de la chaîne ventrale, il est presque impossible de les retrouver dans cette réduction de tous les éléments tégumentaires. Les parapodes dorsaux et ventraux, qui normalement font une forte saillie latérale (fig. 85), ne sont plus guère indiqués que par la présence des soies. Quant à leurs muscles, c'est àpeine si on en retrouve des traces le long des parois du corps. Dans les régions situées en avant et en arrière du parasite, les téguments, bien qu'amaigris, ne présentent pas cependant cet état de dégénérescence, ils sont plus semblables à ceux des individus normaux non infestés.

Les modifications apportées dans la région du système vasculaire ne se manifestent pas seulement par une dilatation considérable du vaisseau ventral dans lequel est logé le parasite. En premier lieu, la présence du parasite ne produit pas, comme l'on pourrait s'y attendre, une diminution dans la quantité du liquide sanguin qui remplit les troncs vasculaires. En apparence, au contraire, cette quantité paraît augmentée dans une Annélide parasitée. Lorsqu'en

effet, l'on observe une de ces dernières, l'on constate, d'une manière générale, que le Monstrillide baigne toujours dans une grande quantité de liquide sanguin. Il suffit d'examiner les figures de la planche II et les coupes transversales figures 16, 17 et 86 pour se rendre compte que, entre les différents parasites et les parois du vaisseau, il existe presque un excès de liquide sanguin. Ce dernier est facile à voir sur le vivant, grâce à sa couleur verte, et sur les coupes colorées, grâce au *coagulum*, qui se teinte uniformément par le colorant. Cette abondance du sang dans la région du vaisseau ventral est due au moins à deux causes différentes. La première, facile à constater, est que la lacune péri-intestinale, toujours gonflée de sang à l'état normal, est presque entièrement vide dans les Salmacynes infestées ; le sang de cette partie du système circulatoire est évidemment passé dans le vaisseau ventral. Une autre cause de l'afflux du sang autour des parasites tient aussi à ce que le liquide nutritif, destiné à nourrir les divers organes des tissus, est presque entièrement employé ici à la nutrition du parasite. C'est là une réaction de l'organisme de l'hôte vis-à-vis du parasite. Certains organes n'apparaissent pas ou disparaissent entièrement, tels les organes génitaux; d'autres prennent une nourriture insuffisante et abandonnent leur réserve au bénéfice du parasite (parois du corps, tube digestif, etc.).

La présence du parasite influe également sur la forme des parties vasculaires voisines. C'est ainsi que les anses latérales segmentaires (fig. 13) disparaissent entièrement sous l'effet de la dilatation du vaisseau ventral (fig. 10, 11, 12, 14, 15) dans la région occupée par le parasite. De plus, il devient parfois impossible dans l'observation *in-toto*, ou même dans les coupes, de distinguer une limite nette entre les parois du vaisseau ventral et celles de la lacune ventrale, dans les points où ces parois s'accolent.

Le tube digestif est réduit à l'état d'un mince canal rejeté dorsasement ; les dissépiments disparaissent dans la partie occupée par le corps du parasite.

Castration parasitaire. — Enfin, comme nous l'avons indiqué déjà, la présence du Monstrillide amène la *castration parasitaire.* Cette influence est directe ou indirecte. La castration directe peut s'observer seulement quand l'infestion est récente, c'est-à-dire quand les parasites, occupant une Salmacyne sexuée, leur état de développement n'a pas encore amené la disparition complète des produits génitaux. Maintes fois j'ai pu faire l'observation de Salmacynes occupées par un jeune embryon parasite avec les éléments sexuels dissociés et flottant dans la cavité générale.

Dans les autres cas, l'embryon pénètre dans une Salmacyne, dont les produits sexuels ne sont pas apparents. La castration est alors indirecte pendant tout le temps que la Salmacyne est infestée, comme nous venons de le voir, elle suffit à peine à nourrir le parasite, puisque tous ses organes de la vie végétative sont frappés eux-mêmes d'inanition.

Le parasite occupe une région quelconque du corps ; mais la situation la plus favorable pour lui est celle qui est comprise entre le thorax et la région moyenne de l'abdomen ; c'est par conséquent celle qui correspond aux segments génitaux. (V. fig. 13).

Ces modifications internes apportées sur l'hôte par le parasite, à la fin de son évolution, me rappellent d'une façon très nette des phénomènes analogues chez des Annélides, où l'amaigrissement des parois tégumentaires, la réduction du tube digestif à un mince canal rejeté dorsalement, l'inanition générale des organes et des tissus du corps, sont provoqués par la maturité sexuelle, quand les produits génitaux mûrs sont prêts à être évacués, ou bien lorsqu'ils viennent de l'être. Je les ai observés entre autres chez les Syllidiens.

Il est intéressant de constater que les mêmes effets sont produits chez des Annélides, d'une part par la maturité sexuelle de ses gonades, et d'autre part par l'action d'un parasite lui-même arrivé au terme de son évolution et à maturité sexuelle. Dans les deux cas, l'organisme présente les mêmes phénomènes généraux d'inanition et d'amaigrissement : le développement des glandes génitales

et le développement d'un parasite amènent des résultats identiques !

*
* *

Dans certains cas, la situation et l'orientation du parasite sont différents de ceux que je viens d'indiquer. Mais ces cas sont tout à fait exceptionnels. J'en ai cité un déjà, où le parasite comprimait le cerveau de son hôte (fig. 72) ; c'est là une situation à la fois désavantageuse pour les deux êtres. Dans un autre cas, j'ai observé un parasite développé normalement, mais situé tout à fait à l'extrémité de l'abdomen. Son orientation était la même que celle de l'hôte, et les deux extrémités postérieures du Monstrillide et de l'Annélide coïncidaient à peu de chose près[1].

8. Eclosion ou mise en liberté du parasite.

La fin de l'évolution du Monstrillide est marquée par des manifestations externes qui se traduisent par des mouvements de plus en plus violents, à mesure que s'approche le terme de la vie parasitaire. Ces mouvements consistent en saccades qui résultent du rapprochement de l'extrémité antérieure et de l'extrémité postérieure du parasite, dans le sens de la courbure ventrale, et suivi d'une détente brusque.

Ces mouvements saccadés se répercutent sur l'hôte et on peut les observer sur des Salmacynes infestées extraites de leur tubes. Ces manifestations répétées ont pour résultat : 1° la rupture des téguments de l'Annélide ; 2° celle du fourreau cuticulaire. La rupture des téguments s'explique par l'action de l'extrémité du fourreau effilée, chitineuse et couverte d'épines. Le fourreau lui-même se déchire dans sa région postérieure.

La mise en liberté du parasite est accélérée par la vie en captivité ; elle est due probablement au mauvais état de l'eau ; mais, dans ce

[1] Giard, dans sa note à l'Académie signale, pour le parasite de *Polydora Giardi*, une orientation concordante pour le Monstrillide et la Polydore.

cas, la sortie hâtive qui en résulte provoque souvent la sortie du parasite avec son fourreau et parfois même avec ses tentacules qui le retiennent momentanément à son hôte.

Normalement les phénomènes de sortie sont précédés par la chute des tentacules qui restent dans le système sanguin. Même dans les cas de sortie prématurée qui se faisaient dans mes bacs d'observation, les tentacules étaient presque toujours abandonnés dans le système vasculaire. La résorption de ces organes commence souvent avant que le Monstrillide n'ait quitté son hôte. En tout cas, à la fin de l'existence parasitaire, ces organes ont perdu leur aspect régulier pour prendre un aspect moniliforme; ils se réduisent également quant à leur taille.

Lorsque les parois de l'Annélide ont été perforées, l'extrémité du corps du Monstrillide fait saillie par l'orifice artificiel qu'il a créé de son propre fait. Il s'y engage par sa courbure thoraco-abdominale. Les mouvements de saccade sont très actifs à ce moment. Quand l'abdomen est tout entier dégagé, les mouvements de l'extrémité postérieure hâtent beaucoup la mise en liberté. Les appendices locomoteurs du thorax deviennent libres; ces derniers favorisent la sortie du Copépode qui n'est plus retenu que par son extrémité céphalique. Quelques mouvements de l'abdomen et des pattes thoraciques suffisent, en dernier lieu, pour que le Monstrillide adulte, abandonnant l'hôte qui lui accorda une si large hospitalité, s'échappe librement. Il laisse, dans le système vasculaire de la Salmacyne, en souvenir de leur vie commune, ses tentacules, qui furent un appareil nutritif, et son fourreau protecteur qui est sa première mue.

L'hôte après la sortie. — Après la sortie, les hôtes qui ont hébergé un Monstrillide sont reconnaissables pendant assez longtemps, non seulement aux tentacules et au fourreau abandonnés par le parasite, mais aussi à leur aspect général.

La cicatrisation de la blessure faite, au moment de la sortie, se fait rapidement. Quelques heures après, on chercherait vainement, sur la surface du corps, les bords rapprochés de la plaie.

Les appendices abandonnés sont résorbés, et l'on constate, longtemps après leur abandon, dans l'intérieur du corps, des globules couleur rouille, caractéristiques[1].

Coïncidence de l'éclosion et de la maturité sexuelle. — Une des conséquences du mode d'évolution des Monstrillides est le développement concordant des organes sexuels et des organes de la vie de relation.

Dans l'évolution des êtres, entre la naissance ou l'éclosion et l'état de maturité sexuelle de l'adulte, il existe, en général, une période d'accroissement pendant laquelle les organes génitaux se développent avec plus ou moins de rapidité.

Chez le Monstrillide, la maturité sexuelle coïncide avec l'éclosion, c'est-à-dire avec la mise en liberté. Une mue suffit pendant l'existence de vie pelagique pour faire de ce crustacé un être immédiatement apte à se reproduire. L'ontogénèse a mené de front, à la fois la formation des organes de relation et ceux de reproduction.

Cette coïncidence de l'éclosion et de la maturité sexuelle permet au Monstrillide de se passer de nourriture.

La mue du Monstrillide qui suit la mise en liberté, la seconde, si l'on doit considérer l'abandon du fourreau protecteur comme une première mue, peut être comparée, jusqu'à un certain point, avec celle des Ephémérides dans la transformation de *sub-imago* en *imago*.

9. Destinée des Monstrillides adultes après la fécondation.

Privés de tube digestif, d'appendices préhenseurs et masticateurs, les Monstrillides, qui sont dépourvus de tout moyen de se nourrir, sont, après une courte vie pélagique, fatalement voués à la mort par inanition. C'est l'hypothèse qui résulte logiquement de leur mode particulier d'organisation; mais une déduction logique demande, quand même, une vérification expérimentale. L'examen des Mon-

[1] Je laisse de côté ce point de la résorption des appendices; je compte y revenir dans une étude speciale de ces phénomènes de résorption, ainsi que sur la façon dont s'opère la castration effective lors de la dissociation des produits génitaux.

strillides pêchés au filet fin et qui ont perdu leurs œufs ou déposé leurs spermatophores, c'est-à-dire qui ont accompli l'acte de la reproduction, permet de vérifier ce point de leur éthologie.

Nous savons que les Monstrillides emmènent avec eux des substances de réserve déposées sous forme de gouttelettes colorées. Chez les individus rencontrés à l'état libre, l'on constate une diminution notable de ces substances ; chez ceux dont la reproduction a eu lieu, ces gouttelettes huileuses ou graisseuses ne sont plus représentées que par quelques sphérules disséminés dans les différentes régions du corps. Chez beaucoup d'entre eux, les tissus et les organes présentent des manifestations de dégénérescence non équivoques, certains organes ont disparu, même quand le Copépode présente encore une locomotion active, le système vasculaire étant un des derniers qui soit atteint par ces phénomènes de résorption.

Les yeux sont les organes qui présentent, les premiers, des symptômes de dégénérescence. Le pigment diffluc et disparaît peu à peu, les éléments visuels se dissocient. L'on rencontre, chez les différents individus qui ont vécu ainsi pendant un certain temps, soit en captivité, soit en vie libre, tous les stades de la disparition des yeux, depuis l'amas pigmenté irrégulier, jusqu'à la disparition complète.

Il en résulte que l'on peut rencontrer des Monstrillides adultes, pélagiques, complètement dépourvus d'yeux. Certains auteurs ont ainsi décrit des Monstrillides aveugles croyant que c'était là un état normal. Thompson (90, p. 122) indique comme un caractère des Monstrillides que les mâles de plusieurs espèces sont dépourvus d'yeux, et il figure la *M. Longicornis*, comme privée de ces organes. Dans les dessins de beaucoup d'auteurs, du reste, les organes visuels sont indiqués avec une importance moindre qu'ils ont chez l'individu adulte au début de son existence pélagique.

Enfin l'on observe des individus, particulièrement des femelles, dont la dégénérescence est plus complète. C'est ainsi qu'une femelle capturée au filet fin ne présentait plus trace d'aucun organe dans le céphalon, les yeux, le cerveau et le tractus axial avaient presque

complètement disparu. Les antennes étaient réduites à un moignon comprenant le premier article et un fragment du deuxième. Ce sont évidemment là les signes de sénilité qui précèdent la mort.

10. Le parasitisme chez les autres Monstrillides

1° *Hœmocera filogranarum*

Cette Hœmocère infeste la *Filograna implexa*. Elle présente dans son parasitisme évolutif des phénomènes identiques à ceux de *H. Danae*, à tel point que donner quelques détails sur son évolution serait confirmer purement et simplement ce qui a été dit précédemment. Les rapports de l'hôte et du parasite sont les mêmes. Les deux parasites : *H. Danae, H. filogranarum*, sont aussi semblables entre eux, à tous les points de vue, que ne le sont les deux hôtes : *S. Dysteri* et *F. implexa*.

Les quelques dissemblances sont d'ordre purement secondaire.

Le nombre des parasites qui infestent une Filograne est toujours moins considérable que chez la Salmacyne. On ne rencontre que rarement plusieurs parasites dans les Filogranes, c'est au contraire la règle générale chez les Salmacynes ; mêmes les mâles y sont presque toujours isolés.

D'autre part, chez *H. filogranarum*, la deuxième paire d'appendices tentaculiformes correspondant aux mandibules apparaît plus fréquemment que chez *H. Danae*. La figure 31 est empruntée à l'évolution de *H. filogranarum*.

2° *Hœmocera Roscovita*

L'*H. Roscovita* est parasite de *Filograna setosa* Langerhans ; je l'ai rencontrée à Roscoff, en 1897. La touffe de *F. setosa* provenait d'un dragage ; le Serpulien décrit par Langerhans[1] n'avait pas été revu depuis que cet auteur l'a trouvé à Madère.

J'ai observé diverses phases du parasitisme de cette espèce de Monstrillide ; la structure et les rapports de l'embryon interne avec

[1] Langerhans. Wurmfauna von Madeira.

son hôte sont les mêmes que pour les deux autres espèces du g. *Hœmocera*.

3° *Thaumaleus germanicus Timm*

J'ai observé une femelle de ce *Thaumaleus* au moment où elle abandonnait son hôte, une *Polydora ciliata*. L'Annélide était logée dans l'épaisseur de la coquille d'un Buccin occupée elle-même par un Pagure.

La sortie du Monstrillide semblait manifestement provoquée par les conditions défavorables de la captivité. Le Copépode était, en effet, retenu par ses tentacules plongeant encore dans le vaisseau sanguin de la *Polydore*. La partie occupée par le parasite, interne, était indiquée par une distension du système circulatoire.

C'est à *Th. germanicus* également que Giard rapporte le Monstrillide parasite de *Polydora Giardi*.

TROISIÈME PARTIE

Conclusions et interprétations relatives à l'évolution

Après avoir fait de l'Évolution des Monstrillides un exposé sincère je vais essayer de rechercher le pourquoi des phénomènes ontogéniques. L'interprétation des faits n'est pas sans présenter toujours le même écueil : lorsque le pourquoi ne se déduit pas immédiatement, c'est à l'hypothèse que nous sommes tentés de recourir pour expliquer ce qui nous échappe. Dans les lignes qui vont suivre, j'essayerai de m'écarter aussi peu que possible des faits eux-mêmes, non pas que je considère l'hypothèse comme extra-scientifique, mais parce que je crois que dans un travail particulier, l'on ne peut faire que des hypothèses particulières. Je m'attacherai plutôt à vérifier si les théories générales qui ont été émises sur l'évolution en général peuvent expliquer l'évolution particulière des Monstrillides.

Dans cette partie du travail, les conclusions relatives à l'évolution seront indiquées sous forme de résumés et imprimées en caractères italiques, de manière à séparer nettement les faits de la discussion et de l'interprétation.

I. LES CARACTÈRES PHYLOGÉNÉTIQUES ET COENOGÉNÉTIQUES DU NAUPLIUS ISSU DE L'OEUF

Les œufs sont portés dans le sac ovigère de la femelle libre et pélagique. Ils sont de petite taille et renferment un lécithe de couleur verte.

Le commencement de l'ontogénèse se fait dans le sac ovigère. La segmentation de l'œuf est totale; elle aboutit à une larve Nauplius.

Dans les premières phases de l'ontogénèse, l'œuf se trouve, au point de vue de l'action des facteurs extrinsèques, dans des conditions semblables à celles des œufs de presque tous les Copépodes pélagiques. Le sac ovigère est, en effet, porté par la femelle qui nage librement à la surface de la mer. La larve nauplienne résultant du développement de l'œuf possède, comme celle des autres Copépodes, les trois paires d'appendices céphaliques bien connus et les soies furcales postérieures ; mais de plus, cette larve présente, parce qu'elle est issue d'un Monstrillide, des caractères que son existence ultérieure peut seule permettre de comprendre. Chez les crustacés dont l'éclosion est précoce, comme c'est le cas de la majorité des Copépodes, le Nauplius présente les appendices normaux, et comme il doit se suffire à lui-même, comme il doit pourvoir à sa nutrition, il possède un tube digestif avec bouche antérieure et anus postérieur. Le Nauplius des Monstrillides éclot de bonne heure, mais il présente un mélange des caractères du Nauplius type et de caractères adaptatifs spéciaux à la forme monstrillienne.

Parmi les organes qui sont restés normaux, l'œil frontal en X si

développé, est remarquable comparativement à celui des larves des autres formes. L'on peut se demander pourquoi un organe des sens aussi bien conditionné existe chez une larve dont la vie libre est nécessairement très courte, et dont les organes locomoteurs sont si mal préparés à une natation rapide. Est-ce simplement un phénomène d'atavisme, les parents possédant en effet dans les deux sexes des organes visuels très développés, ou bien s'agit-il d'un organe utile à la larve pour rencontrer et choisir le point de l'hôte qu'elle doit infester ?

Des trois paires d'appendices naupliens, la première est constituée normalement : les antennes antérieures conservent en effet la constitution uniramée des appendices sensoriels semblables chez le Nauplius typique. Les antennes postérieures, elles, gardent à peu de chose près la structure d'appendices biramés dont le rôle est principalement natatoire. Dans le Nauplius du Monstrillide, cet appendice est constitué par une partie basilaire commune, protopodite, qui supporte les deux rames externes et internes, c'est-à-dire l'exopodite et l'endopodite. Mais ce dernier ne possède qu'un article avec une soie forte et recourbée ; cette modification toutefois ne touche en rien à la constitution fondamentale de l'appendice. Bien plus profonde est la modification subie par la troisième paire de membres naupliens : les mandibules, d'ordinaire biramées et à fonction natatoire. Chez le Nauplius monstrillien, ce sont des appendices transformés en deux forts crochets acérés qui lui serviront à se fixer sur un hôte.

Enfin le tube digestif n'existe pas à l'éclosion, il est également absent chez le Nauplius en voie de pénétration. Or, il s'écoule entre l'éclosion et la pénétration une période qui doit être très courte : cela nous est démontré par ce fait que les deux bandes de globules verts, lécithiques, que possède le Nauplius lorsqu'il abandonne l'enveloppe vitelline, existent encore à peu près intactes lorsqu'on l'observe, sur les téguments de l'hôte, le corps à demi engagé dans ses tissus. Il est donc vraisemblable de supposer qu'il ne se forme pas de tube digestif dans cet intervalle.

En résumé, dans le Nauplius des Monstrillides, les organes et appendices sensoriels : œil, antennes antérieures, soies furcales, ne sont pas modifiés ; quant aux appendices locomoteurs : les antennes postérieures présentent une légère transformation, les mandibules sont transformées en totalité en appendices fixateurs. Le tube digestif est absent, et à sa place existe un amas embryonnaire indifférencié comprenant les restes du lécithe. La différenciation interne est indiquée par l'œil frontal et l'amas nerveux sous-jacent, ainsi que par les muscles striés des appendices.

Comme aucune excitation particulière n'a influencé le développement du Nauplius des Monstrillides, que nul facteur extérieur n'est venu troubler les conditions normales de son existence, il est légitime d'admettre que le caractère spécial des mandibules et l'absence de tube digestif lui ont été transmis comme héritage. C'est un legs, secondairement acquis par les formes ancestrales de cette larve, et qui résulte d'une nécessité fonctionnelle pour les mandibules, d'un défaut d'usage pour le tube digestif. Les appendices et les organes dont la fonction primitive a été conservée ont persisté avec leurs caractères primordiaux comme les yeux, les deux premières paires d'appendices, les muscles. La *Variation* s'est fait sentir dans la série des ontogénèses pour modifier utilement ces appendices en appareil de fixation, et pour supprimer un organe inutile.

L'évolution d'un être est influencée par des conditions d'ordres divers. L'être aura une tendance qui le poussera à se développer de la même manière que ses ancêtres. Plus les ascendants sont rapprochés, plus les phases de l'évolution rappelleront les caractères des ancêtres. Si dans l'ontogénèse d'un être, ces tendances héréditaires existaient seules, elle serait l'image exacte des transformations éprouvées par les ancêtres : l'ensemble de ces dernières, c'est le legs de la *Palingénie*.

Mais dans la série des temps, pendant les nombreuses ontogénèses qui marquent les générations successives, l'être, en voie de dévelop-

pement, subit des influences multiples (facteurs de l'évolution, milieu, sélection, etc.). Des organes déjà existants se fortifient, d'autres s'atrophient : des organes nouveaux même apparaissent, et ces modifications qui viennent se greffer sur les processus de la *Palingénie* sont léguées aux descendants : ils constituent le legs de la *Cœnogénie*.

Dans le Nauplius des Monstrillides, les parties de provenance phylogénétique, c'est-à-dire l'héritage palingénique, sont représentées par les organes des sens, yeux et amas nerveux sous-jacent, antennes antérieures et soies furcales, par les antennes postérieures locomotrices biramées et les muscles moteurs. L'héritage cœnogénetique consiste dans la tranformation des *appendices* mandibulaires, normalement biramés, en un appareil de fixation en forme de pinces, et dans la suppression du tube digestif.

C'est le passé de parasitisme des Monstrillides qui détermine les modifications morphologiques de leur larve, c'est le passé de vie libre, encore représenté par l'existence éphémère de l'adulte, qui détermine la conservation des caractères naupliens normaux.

Comme on le voit, l'apparition des caractères cœnogénétiques de la larve, précède, dans l'ontogénèse, les conditions biologiques qui nécessitent leur présence ; la vie parasitaire des ancêtres a influencé et déterminé les caractères d'une larve qui se développe tout à fait en dehors d'elle.

Le Nauplius (issu de l'œuf) des Monstrillides est une larve qui a reçu un mélange de caractères héréditaires, phylogénétiques, et de caractères cœnogénétiques. Les premiers ont produit la forme générale du corps, les antennes antérieures triarticulées, les antennes postérieures biramées, l'œil frontal, très développé, et les soies furcales. Les seconds, déterminés par l'existence parasitaire, ont modifié la troisième paire d'appendices en pinces préhensiles et supprimé le tube digestif. La structure interne montre une partie différenciée : l'œil avec l'ébauche nerveuse, les muscles et une partie indifférenciée avec les restes du lécithe.

Dans les phénomènes qui suivent la production du Nauplius issu de l'œuf, les modifications profondes apportées à l'ontogénèse résultent de conditions de vie nouvelles. Elles sont la conséquence de l'action directe, immédiate d'un milieu différent, et elles sont déterminées par des actions extérieures et par des réactions de l'organisme, que nous pouvons observer et qu'il nous est possible, par cela même, de définir et d'analyser.

Comme je l'ai indiqué, il y a de bonnes raisons de croire que les larves naupliennes sont déposées à l'éclosion au-dessus des colonies de Salamacynes (pour *H. Danae*). Elles n'ont donc qu'un très court trajet à parcourir pour rencontrer l'hôte où elles doivent continuer leur évolution. Cela résulte, comme je l'ai dit, principalement des faibles aptitudes locomotrices dont elles sont douées et, d'autre part, du grand nombre de larves qui infestent synchroniquement un même hôte.

II. — *a*) LA PÉNÉTRATION

Le Nauplius se fixe sur les téguments de l'hôte par les pinces mandibulaires. Il n'existe pas d'organe spécial de perforation, et la pénétration se fait l'extrémité céphalique en avant. Les antennes antérieures paraissent jouer un rôle important par les mouvements rapides de « va et vient » dont elles sont animées ; les mouvements d'oscillation du corps tout entier aident l'entrée dans les tissus, d'ailleurs très délicats, de l'hôte.

Le cuticule externe, les appendices, les soies furcales tombent, la masse interne seule pénètre dans les téguments de l'hôte.

Structure de l'embryon interne au moment où il vient de pénétrer. — *L'embryon interne, provenant de la larve nauplienne et encore situé dans les téguments où il vient de pénétrer, est formé de cellules embryonnaires sphériques et indifférenciées qui constituent une masse pleine, ovalaire, sans membrane d'enveloppe : ces éléments sont plus petits en avant et à la périphérie : plus volumineux dans la région postérieure et interne. Les cellules,*

de petite taille, antéro-internes et les périphériques constituent l'ectoderme nouveau ; l'œil frontal nauplien est la seule partie différenciée qui pénètre avec l'embryon. La masse des cellules internes et postérieures renferme les restes du lécithe ovulaire introduit avec les éléments nauplions ; elle constitue l'ébauche des feuillets internes : mésodermique et endodermique.

Des téguments au vaisseau sanguin. — *Le trajet compris entre les téguments et le vaisseau sanguin est parcouru par l'embryon interne sans que ce dernier change de structure. Cette masse nue, formée d'éléments sphériques et de petite taille, par conséquent très malléable, chemine à la manière d'un élément amœboïde, comme l'indique l'aspect pseudopodique de sa région antérieure. Après avoir traversé les téguments, l'embryon parasite arrive dans la cavité générale, où il ne séjourne pas, perfore ensuite la mince paroi endothéliale d'un vaisseau* (presque toujours le vaisseau ventral), *et pénètre dans l'intérieur du système circulatoire.*

L'Embryon dans le système sanguin. — *L'embryon se place dans l'axe du vaisseau, son extrémité antérieure dirigée vers l'extrémité postérieure de l'hôte. Pendant son parcours, sa structure est restée indifférenciée, sa taille ne s'est pas accrue, il mesure 30 μ de longueur sur 20 à 25 μ de diamètre. L'œil frontal nauplien s'est peu à peu dissocié, les éléments pigmentaires, qui en sont les restiges, forment une masse arrondie, antérieure et dorsale, de couleur brun-rougeâtre. Les globules lécithiques verts persistent encore sous forme de deux bandes parallèles longitudinales.*

II. — *b*) LES ÉLÉMENTS NOUVEAUX ET LES CONDITIONS NOUVELLES DE L'ONTOGÉNÈSE.

La larve nauplienne, issue de l'œuf, passe, en conséquence, d'une existence libre à une existence parasitaire. Au milieu cosmique marin succède un milieu biologique, le liquide sanguin d'une Annélide, et l'embryon parasite est emprisonné dans une cavité close, dans la

profondeur des tissus de l'hôte, lui-même logé dans un tube calcaire.

Cette période critique de l'évolution est marquée par une perturbation considérable causée par le brusque changement d'existence. L'ontogénèse est ramenée presque à ses débuts. La différenciation morphologique et la différenciation histologique du nouvel embryon sont à peu près celles d'une blastula issue de la segmentation de l'œuf.

De la larve nauplienne, il ne persiste qu'un seul organe trahissant l'origine du nouvel embryon, c'est l'œil frontal dont les éléments se dissocient peu à peu et finissent par disparaître. Si l'on ajoute à cela la persistance du vitellus ovulaire, l'on conviendra que cet amas cellulaire indifférencié qu'est l'embryon parasite à ses débuts, ressemble bien à une forme blastulaire issue de l'œuf; une confusion serait possible, si l'on ne connaissait pas les antécédents naupliens de cette pseudo-blastula.

Les phénomènes histogéniques qui se passent, pendant cette période de l'évolution des Monstrillides, sont comparables à ceux que Delage [1] a décrit dans l'évolution de la Sacculine après la pénétration de la larve *Cypris*.

Après l'inoculation du parasite, dit Delage, *le développement doit recommencer au moyen d'éléments cellulaires à peine plus différenciés que ne sont ceux qui constituent le blastoderme de l'œuf immédiatement après la segmentation.*

III. — RÉACTION ET ADAPTATION DE L'ORGANISME EMBRYONNAIRE

Une embryogénie nouvelle recommence, pour ainsi dire, avec des éléments nouveaux et dans des conditions nouvelles. Mais il ne faut pas oublier que l'embryon monstrillien, dont les éléments sont à peine ébauchés, a déjà un passé. Or ce qu'a produit l'ontogénèse peut-il être produit de nouveau ? Le principe de *l'irréversibilité des*

[1] Y. Delage, Évolution de la Sacculine. — *Archives de Zool. expérimentale*, 1885, p. 690.

phénomènes évolutifs oppose une réponse négative à cette question.

D'autre part, quelle sera l'action des facteurs nouveaux résultant de l'existence parasitaire interne? L'évolution sera-t-elle constamment régressive, comme chez les formes à parasitisme intense? Si les influences parasitaires agissaient de même que chez la Sacculine, dont les débuts de l'évolution présentent des analogies avec celle des Monstrillides, la régression serait constante. Pour prendre des exemples plus proches chez les Copépodes parasites, sinous devions nous attendre à voir des modifications regressives de même ordre que chez les Chondracantides, les Choniostomatides, les Lerneides, etc., dont les conditions d'évolution parasitaire ne présentent, à aucun moment, un état aussi intense que chez les Monstrillides, la variation regressive de ces derniers serait considérable.

Comment va se comporter l'embryon monstrillien vis-à-vis de ces influences à tendances régressives, et comment l'ontogénèse va-t-elle résoudre le problème difficile qui lui est posé? Voyons d'abord rapidement les faits.

Réaction de l'organisme embryonnaire. — *Aussitôt qu'il a pénétré dans le système sanguin, l'embryon produit une cuticule périphérique, première indication d'un fourreau protecteur et isolant. La structure de l'embryon à ce moment comprend les parties suivantes : 1° un ectoderme externe qui a sécrété la cuticule : 2° un ectoderme interne, ébauche neuro-sensorielle, comprenant les restes pigmentaires de l'œil nauplien et situé dans la région antérieure du corps : 3° une ébauche interne placée dans la moitié postérieure et formée des cellules sphériques plus volumineuses que celles de l'ébauche neuro-sensorielles : elles englobent les éléments vitellins et représentent les feuillets méso et endodermiques.*

Adaptation. — *Deux appendices antéro-ventraux apparaissent sous forme de deux bourgeons ectodermiques creux. Des éléments provenant de la masse méso-endodermique y pénètrent entraînant avec eux les globules lécithiques. Ces appendices s'allongent,*

restent inarticulés et constituent des tentacules qui baignent dans le sang de l'hôte : ce sont les organes intermédiaires entre le parasite et le milieu où il est plongé. Ainsi se trouve formé l'appareil nutritif du Monstrillide parasite, et d'autre part l'action du milieu sanguin est localisée sur ces organes. Grâce à une nutrition abondante, l'embryon s'accroît, et les éléments qui le constituent se multiplient activement.

IV. LA RÉVERSION ONTOGÉNIQUE. — LE DEUXIÈME STADE NAUPLIEN, PARASITE INTERNE

La période de développement qui suit la réaction et l'adaptation de l'embryon est marquée par une croissance du corps lui-même et des appendices tentaculaires dont la taille devient considérable. Les phénomènes ontogéniques se manifestent au double point de vue de la morphogénèse et de l'histogénèse ; ils produisent des appendices qui ont été formés antérieurement et transforment les éléments internes indifférenciés en un certain nombre de parties, ébauches des organes futurs. Au premier stade Nauplius produit par le blastoderme de l'œuf, succède un deuxième embryon nauplien, parasite interne, qui s'est développé aux dépens des éléments rajeunis du premier.

L'Embryon nauplien parasite. — Forme extérieure. — *Le corps est cylindrique, terminé en pointe aux deux extrémités ; il est protégé et isolé par le fourreau cuticulaire dont l'accroissement se fait en avant par la sécrétion du prolongement rostral, en arrière par la sécrétion de l'extrémité caudale. Il n'existe pas encore trace de segmentation. Les appendices formés sont tous céphaliques ; ils sont au nombre de deux ou de trois paires : 1° les antennes antérieures, qui seront normalement articulées ; 2° les antennes postérieures, longs appendices tentaculiformes, inarticulés et transitoires ; 3° les mandibules, semblables aux précédentes, mais n'apparaissant qu'exceptionnellement. Ces deux*

derniers appendices sont adaptés à la fonction nutritive et servent d'intermédiaires entre le sang de l'hôte et l'embryon parasite. L'extrémité abdominale se forme par un processus d'invagination ventrale très large, qui délimite une évagination creuse, l'abdomen replié sur la face ventrale et à direction postéro-antérieure. A ce stade, l'extrémité postérieure de l'embryon est donc divisée en deux parties, l'une caudale dans l'axe du corps, l'autre repliée sur la face ventrale et dirigée vers l'avant. Cette dernière est la véritable extrémité morphologique.

Structure interne. — *L'ébauche neuro-sensorielle est séparée en deux parties : 1° l'une nerveuse, cérébrale et ganglionnaire; 2° l'autre sensorielle, à forme épithéliale, qui donnera naissance aux trois yeux. Les cellules internes ont fourni les éléments migrateurs des tentacules; elles produisent tous les tissus et organes mésodermiques, principalement le système musculaire; les ébauches génitales se sont séparées latéro-ventralement. Le sang élaboré dans la cavité axiale des tentacules est amené dans la cavité du corps de l'embryon et forme deux courants principaux qui se rejoignent en arrière. Le tube digestif est représenté par l'invagination stomodéale, se terminant contre des éléments endodermiques qui s'appliquent contre l'ébauche cérébrale et ne se différencient pas. Cet amas s'est séparé de la masse endo-mésodermique.*

Les cas de réversion ontogénique sont rares; ceux qui sont connus portent sur des réapparitons d'appendices. L'histoire larvaire des Crustacés en fournit quelques exemples. Chez les Stomatopodes, des appendices[1] à fonction natatoire chez la larve erychtoïde jeune disparaissent et sont remplacés, chez la forme plus âgée, par des appendices buccaux différents. Chez les *Loricata* (*Palinurus* et *Scyllarus*) des phénomènes semblables se produisent dans le cours des transformations larvaires. Chez la Langouste, divers appendices (première paire de pattes mâchoires; les deux dernières paires-pattes

[1] 3e, 4e et 5e paires de pattes thoraciques.

ambulatoires) s'atrophient à l'état de larve Phyllosome jeune et réapparaissent plus tard chez le Phyllosome âgé.

Malgré ces exemples tout à fait exceptionnels et qui ne portent, du reste, que sur des parties du corps, appendices ou organes, l'on est d'accord pour admettre que *l'évolution n'est pas réversible* [1].

Mais chez les Monstrillides, ce n'est pas un appendice ou un organe, c'est-à-dire une partie ou un fragment du corps, c'est l'être embryonnaire dans sa totalité qui présente une réversion. Une larve, le Nauplius subit une *variation régressive* qui la prive de ses appendices, fait disparaître et se transformer les éléments différenciés internes (œil, muscles) et ramène l'organisme à un stade embryonnaire de cellules toutes indifférenciées. Puis se produisent des appendices nouveaux qui sont les homologues des anciens. Certains sont modifiés (*an*[2], *md*) ; de même que ceux des larves *Erychthoïdes* ou *Phyllosomes*, ils disparaissent et réapparaissent sous une autre forme. Mais d'autres, les antennes antérieures, réapparaissent avec les caractères de celles qui ont disparu.

Les ébauches internes se reforment, se préparent à produire de nouveau des tissus et des organes déjà formés.

Le stade embryonnaire parasite repasse par un deuxième stade nauplien, modifié, adapté à son genre de vie nouvelle, mais c'est quand même au point de vue morphologique et organogénique un stade déjà produit dans le cours de l'ontogénèse.

Cette réversion totale n'est pas un des faits les moins intéressants de ce développement. Elle paraît compromettre la loi d'*irréversibilité de l'évolution*. Mais il faut, avant de tirer cette conclusion, distinguer entre la phylogénèse et l'ontogénèse.

L'évolution phylétique est probablement irréversible, nous ne connaissons aucun cas de réversion de ce genre ; un type disparu, par exemple, n'a pas encore réapparu sur notre globe. Mais l'évolution ontogénique peut être réversible. L'organisme peut retourner

[1] Voir à ce sujet : J. Demoor, J. Massart et E. Vandervelde. L'évolution regressive en Biologie et en Sociologie. F. Alcan, Paris 1897 (p. 211).

partiellement ou totalement à un état antérieur. L'histoire larvaire des crustacés supérieurs a montré que des appendices disparus, atrophiés chez des larves jeunes réapparaissent plus tard chez les larves plus âgées; l'histoire de l'évolution parasitaire des Monstrillides montre que l'ensemble des appendices et des organes peuvent disparaître, que l'organisme peut être ramené à un état indifférencié puis reproduire les appendices déjà produits et former de nouveau des organes déja formés.

Dans les différents cas de réversion, les appendices et organes réapparus sont souvent différents de ceux qui ont disparu, toutefois l'exemple des antennes antérieures chez les Monstrillides montre que ces appendices peuvent se retrouver semblables à eux-mêmes.

L'on pourrait être tenté d'interpréter ce phénomène comme un cas de régénération. Dans la pénétration, le Nauplius s'autotomise de tous ces appendices, puis ces derniers sont bourgeonnés; c'est une régénération. Quant aux modifications internes, il est évidemment possible de les expliquer par les phénomènes de métamorphose, déterminés par le changement d'existence. Mais alors ce serait remplacer un mot par un autre; une régénération de tous les appendices et de tous les organes, n'est-ce pas une réversion totale ontogénique, lorsqu'elle se produit normalement dans le cours de l'ontogénèse?

La réversion nous apparaît au début comme une variation d'ordre régressif, produite par pénétration d'une larve organisée dans les tissus d'un hôte. Ce changement profond d'existence suffit à expliquer la régression de tout l'organisme larvaire, et je ne rappellerai pas ici les faits; il suffit de se reporter à la partie du mémoire où ils sont exposés. Quant aux causes de la réaction, de l'adaptation et de la progression nouvelle de l'organisme embryonnaire, si les unes, comme la réaction et l'adaptation au milieu, peuvent s'expliquer par des excitations mécaniques, les autres, celles de la progression, sont impossibles à expliquer si l'on n'a pas recours à des facteurs hypothétiques, héréditaires. Je reviendrai plus loin sur cette question.

Un autre phénomène, dont la cause réside dans la nécessité où l'embryon se trouve de s'adapter au milieu sanguin, est l'apparition précoce des antennes tentaculaires. Ces appendices précèdent, dans l'ordre chronologique du développement, les antennes antérieures. L'importance fonctionnelle de ces appendices explique leur formation hâtive.

Des organes, ayant, dans le cours de l'ontogénèse, une fonction importante à remplir, peuvent devancer des parties similaires morphologiquement plus anciennes. Des exemples d'apparition précoce d'appendices se rencontrent dans l'histoire des crustacés; celle des palettes natatoires, appendices du pénultième segment des thoracostracés, est une des plus connues.

* * *

Le dimorphisme des deux stades nauplions résulte de leurs conditions de vie.

Le premier est l'équivalent du Nauplius libre des crustacés, dont l'éclosion est précoce. Il représente la larve typique de ce groupe, c'est le *nauplius phylogénétique*.

Le second correspond, par sa structure, les conditions de développement dans lesquelles il se trouve placé, au stade embryonnaire nauplien, des formes à éclosion tardive, mais c'est une forme secondairement acquise dans l'ontogénèse, c'est un *stade nauplien d'origine cœnogénétique*.

V. LES CAUSES QUI DÉTERMINENT LE PARASITISME ÉVOLUTIF ET PROGRESSIF

Le développement ultérieur est constamment progressif; la plus grande partie des appendices et des organes vont apparaître dans l'ordre normal, avec les caractères des appendices et des organes des Copépodes libres, en un mot ils vont se succéder comme dans une

embryogénie typique. Seule la formation du tube digestif s'arrêtera à la production stomodéale.

Sans nous arrêter à relater les faits pour lesquels le lecteur pourra se reporter aux pages où ils sont exposés, essayons maintenant d'envisager quelques questions relatives au pourquoi de l'évolution progressive du Monstrillide, malgré son existence parasitaire.

Excitation fonctionnelle. — Réaction contre le milieu. — Plongé dans le sang de l'hôte, le jeune embryon ne présente, à son arrivée dans le système circulatoire, aucun revêtement cuticulaire. Une membrane protectrice paraît aussi inutile à ses éléments périphériques qu'elle ne le serait aux éléments histologiques de l'Annélide placés dans des conditions semblables par rapport aux liquides de l'organisme. Cependant la première manifestation du parasite jeune est de s'entourer d'une membrane.

Il faut donc admettre que le milieu sanguin, baignant de toutes parts l'organisme parasite excite les cellules périphériques, lesquelles réagissent par une sécrétion destinée à annihiler l'influence du liquide environnant. C'est là, en quelque sorte, une *réaction défensive* dont le résultat est d'interposer une membrane imperméable entre le corps du parasite et le milieu ambiant.

Adaptation au milieu. — Cette première manifestation *répulsive* est suivie d'une autre, d'ordre opposé, *attractive* pourrait-on dire. En effet, la surface de l'embryon pousse deux prolongements creux qui s'organisent, sont perméables au liquide sanguin, où ils puisent activement la nourriture qui les accroît et accroît le corps de l'embryon parasite. L'influence du milieu se traduit donc, en second lieu, par une *action morphogène* dont bénéficie le parasite.

Le pourquoi de cette phase initiale de la nouvelle ontogénèse s'explique d'une façon suffisante par ce que M. Roux appelle la *mécanique du développement*. Ce phénomène de réaction et d'adaptation, dû à l'excitation fonctionnelle, a une importance considérable, capitale ; c'est, en quelque sorte, la pierre angulaire de tout le *parasitisme évolutif* des Monstrillides.

Si l'excitation fonctionnelle avec ses conséquences suffit à provoquer les phénomènes dont il vient d'être question, et si nous trouvons en elle la raison des processus réactionnels et adaptatifs de l'organisme parasite, elle est par contre tout à fait impuissante à expliquer les phases ultérieures de l'évolution. Après s'être adapté, l'embryon développe *progressivement* ses appendices et ses organes comme si les conditions du développement n'étaient pas celles d'un parasitisme interne.

Les facteurs qui déterminent l'ontogénèse d'un être sont, d'après ce que l'on sait à présent, 1° l'ensemble des causes internes du développement renfermées dans le plasma germinatif : c'est le *legs héréditaire*, 2° l'ensemble d'autres actions, indépendantes de l'hérédité dont l'importance et l'influence sont loin d'être bien connues. Parmi elles citons l'*Excitation fonctionnelle* et la lutte des parties organiques qui en résultent, ce que Roux appelle le « Kampf im Organismus » ; la *Sélection germinale* de Weissmann qui se traduit par des phénomènes analogues aux précédents, ce que l'auteur de la théorie des plasmas ancestraux appelle la concurrence vitale interne. D'autre part, ce sont les conditions ambiantes de tout ordre. A ces facteurs s'ajoutent ceux que Delage désigne sous le nom de Tropismes et de Tactismes, d'Action morphogène des Ingesta et des Egesta, et dont nous ne pouvons pas nous faire une idée bien exacte dans l'état où en sont les connaissances actuelles.

Pour nous rendre compte de l'action du parasitisme sur l'organisme de l'être parasite, nous pouvons procéder par comparaison. A ce point de vue, les formes copépodes, proches parentes des Monstrillides, ainsi que les nombreux crustacés parasites, nous renseignent sur ce point. « Dispensé de rechercher une nourriture abondamment accumulée autour de lui, le parasite n'use plus de ses membres qui s'atrophient ; il ne fait qu'un faible usage de son appareil musculaire qui se dégrade ; ses organes des sens non stimulés succombent dans la concurrence que se font les éléments anatomiques ; le système nerveux n'ayant plus à recueillir que de vagues sensations et à régenter

qu'un appareil musculaire sans importance subit à son tour une profonde déchéance..... » C'est par ces lignes que Perrier résume les principales manifestations du parasitisme. [1]

Ces régressions sont plus ou moins profondes selon le degré du parasitisme ; l'embryon monstrillien semble dans les conditions les plus favorables pour les présenter toutes. Mais il n'en est pas ainsi.

L'évolution des Monstrillides nous fait assister à une des phases multiples du conflit entre les deux ordres de facteurs de l'évolution.

D'une part les facteurs héréditaires, l'Hérédité, avec ses forces conservatrices, tend à préserver les caractères ancestraux. Or les Monstrillides dérivent, de même que tous les parasites, d'ancêtres libres, et les tendances héréditaires sont de conserver dans leur développement ontogénique les caractères des formes libres, plus ou moins semblables à celles du type copépode normal.

D'autre part, en opposition avec l'Hérédité, les influences extérieures, non renfermées dans le plasma germinatif, et que nous avons énumérées tout à l'heure, tendent à modifier l'héritage ancestral. Or nous pouvons nous rendre compte d'une partie au moins de l'action de ces facteurs, vu les conditions spéciales du développement du Monstrillide.

Les théories biomécaniques si fort en honneur à notre époque sont-elles capables d'expliquer l'ontogénèse des Monstrillides ? Pour M. Roux l'*excitation fonctionnelle* est toute-puissante dans l'ontogénèse, c'est elle qui détermine l'*adaptation fonctionnelle morphologique*. Or, dans les conditions où se fait le développement des organes chez les Monstrillides, les excitations fonctionnelles font presque entièrement défaut ; la lumière qui n'arrive pas jusqu'au parasite, situé dans les profondeurs des tissus d'un hôte, enfermé lui-même dans un tube calcaire, les excitations tactiles et odorantes, les mouvements annihilés chez l'être emprisonné dans un fourreau étroit, l'alimentation solide, etc. L'absence de toutes ces excitations

[1] E. Perrier, *Les Colonies animales*, préface, p. XXI (2e édition).

devrait se traduire par la déchéance des organes et des appendices, ou par la rudimentarité des autres.

Pour l'un d'eux c'est, en effet, ce qui se produit; le tube digestif est réduit à un stomodeum rudimentaire. La partie moyenne ne se différencie pas par *inactivité de fonction*. L'endoderme, en effet, au lieu de produire un mesenteron, forme une masse de cellules contre lesquelles se termine le stomodeum. Au lieu de se différencier, ces éléments gardent pendant toute la durée de l'ontogénèse ce caractère embryonnaire, sans se transformer ni augmenter en nombre et en taille. La fonction nutritive ne disparaît pas pour cela, il y a *transfert de la fonction* à d'autres organes, les appendices tentaculaires.

Mais les autres parties, c'est-à-dire les yeux, les soies tactiles et les soies olfactives, dont les stimulants lumière, tact, odeur font défaut; le système musculaire, les appendices locomoteurs, le système nerveux, dont les excitants, mouvements ou sensations, n'existent pas; tous ceux-là s'ébauchent, se différencient, se développent progressivement. Pourquoi les mêmes causes, qui agissent sur le tube digestif et le suppriment, n'agissent-elles pas de même sur l'ensemble des organes de relation qui, bien plus que les autres, semble-t-il, ont besoin d'un excitant pour apparaître et se maintenir?

Les causes qui font se produire et se développer les organes de la vie de relation résident-elles dans les tropismes et les tactismes, dans l'action morphogène des ingesta et des egesta ? Nous n'avons qu'une idée très vague de l'action de ces facteurs.

Ce ne peut être non plus les conditions ambiantes, puisque dans les formes parasites, les modifications dues au milieu intime sont une influence régressive toute contraire.

Est-ce la *sélection germinale* qui a doté les cellules initiales des organes visuels, locomoteurs, etc., des groupes de déterminants qui les ont renforcés dans la concurrence vitale interne? Avec cette hypothèse de Weissmann nous reculons les limites du problème, sans le résoudre ni le préciser davantage.

Et alors nous sommes ramenés aux seuls facteurs héréditaires pour expliquer ces formations ontogéniques si contraires aux conditions dans lesquelles elles prennent naissance.

Tandis qu'à ses débuts l'ontogénèse parasitaire semble subir toutes les actions et adaptations au milieu nouveau, les phases suivantes se traduisent au contraire par des phénomènes tels, que l'ontogénèse semble se faire complètement en dehors et malgré toutes les causes modificatrices du milieu ambiant.

Comme je l'ai indiqué déjà, ce résultat si contraire aux probabilités est atteint, grâce aux deux processus initiaux de l'existence parasitaire : la *soustraction du corps de l'embryon à l'influence immédiate du milieu sanguin ambiant* et la *localisation de cette influence aux organes tentaculaires qui servent d'intermédiaires entre l'organisme parasitaire et le milieu biologique*. Alors que ces phénomènes sont, en quelque sorte, la démonstration de l'influence prépondérante des facteurs extrinsèques, en particulier de l'excitation fonctionnelle, pendant cette première période, les tendances héréditaires semblent ensuite reprendre le dessus. L'excitation du milieu ambiant annihilée, grâce à la production d'une enveloppe isolante, l'hérédité redevient toute-puissante dans la détermination et dans la production des tissus et des organes; et dans la lutte qui s'établit entre les forces conservatrices et les forces modificatrices de l'évolution, elle semble conserver l'avantage jusqu'à la fin.

Si l'on attribue l'action des phénomènes héréditaires à la constitution physico-chimique du plasma germinatif, et cette hypothèse est évidemment plus scientifique que l'existence indémontrable de particules hypothétiques, il faut reconnaître que cette structure physico-chimique est non seulement précise[1], mais aussi très stable. Cette stabilité est nécessaire pour assurer la continuité d'une évolution progressive chez le Monstrillide, après la métamorphose du Nauplius et la transformation d'éléments différenciés en éléments

[1] Delage, *L'Hérédité*.

nouveaux indifférenciés, point de départ d'une nouvelle embryogénie.

VI. — LE PARASITISME DES MONSTRILLIDES COMPARÉ A CELUI DE QUELQUES AUTRES PARASITES

Dans l'ontogénie des Crustacés parasites, les premiers phénomène du développement rappellent complètement ceux des formes libres voisines. L'adaptation à la vie parasitaire agit ensuite sur les organes et les parties développées, ou encore en voie de développement, les modifie dans un sens utile au nouveau genre d'existence ; les organes et appendices non employés se réduisent ou s'atrophient avec l'âge. La forme adulte, qui présente chez les parasites le terme ultime de l'existence parasitaire, montre le maximum des transformations et des régressions de l'organisme.

Les organes de la vie de relation sont principalement atteints chez les parasites vivant dans les cavités d'un hôte ou même fixés sur les téguments et immobilisés par des organes de fixation. Ces phénomènes de déchéance organique, de déformation du corps sont la règle chez les Copépodes parasites. L'on trouve dans ce groupe toutes les phases de la régression parasitaire depuis les espèces dont le parasitisme est temporaire comme les *Corycéides*, jusqu'aux formes dégradées des *Chondracanthides*, des *Lernéides*, etc. Le parasitisme des Monstrillides est d'un ordre tout différent : l'adulte, au lieu de présenter les régressions des Copépodes voisins, est normalement constitué au point de vue des organes de la vie de relation ; de plus il vit librement et nage comme les Copépodes pélagiques.

Dans son livre : *Les Commensaux et les Parasites dans le règne animal*, P.-J. van Beneden range dans une catégorie spéciale les parasites libres pendant la vieillesse. Ce sont principalement les *Hyménoptères* entomophages, les Ichneumonides, les Proctoprutides, les Braconides et les *Diptères* tels que les Tachinaires.

Chez les uns, l'œuf est pondu sur la proie, et lorsque la larve éclot,

elle pénètre dans son intérieur et en dévore les organes ; chez les autres (Hyménoptères), les femelles perforent la peau de leur victime avec leurs stylets, déposent leurs œufs dans l'intérieur de l'hôte, et la larve issue de cet œuf détruit un à un les organes au milieu desquels elle est placée. Dans les deux cas, les rapports de l'Entomophage et de la Chenille sont plutôt ceux d'un carnivore qui dévore une proie, que ceux d'un parasite qui vit au dépens d'un hôte sans atteindre ses organes essentiels.

De toute façon, l'Ichneumonide ou la Mouche tachinaire, qui abandonnent l'existence menée pendant leur jeunesse, sont ensuite capables de subvenir à tous leurs besoins. Sans discuter ici la question du parasitisme proprement dit, il est évident que si une ressemblance existe entre l'évolution des insectes entomophages et celle des Monstrillides, elle n'est que tout à fait superficielle [1].

Giard a comparé l'évolution ascendante des Monstrillides au parasitisme placentaire des mammifères [2]. La comparaison peut se soutenir au point de vue physiologique, mais on ne peut la serrer de trop près. L'hôte étranger ne réagit pas comme l'organisme maternel ; si l'on peut comparer physiologiquement les appendices tentaculaires (plongés dans le sang) à un placenta, il n'y a pas de raison pour ne pas lui comparer des organes analogues, modifiés pour la succion, chez les parasites suceurs. Le parasite monstrillien prend le sang de son hôte, mais *il le transforme*. De plus, une modification régressive se produit, comme on le sait, amenant la suppression du tube digestif, des appendices préhenseurs et masticateurs.

*
* *

Chez les Copépodes libres et la plupart des Copépodes parasites, l'éclosion du Nauplius est suivie d'une existence libre pendant laquelle la larve s'accroît et présente de nombreuses mues. Pendant ces transformations se constituent les appendices extérieurs, la

[1] Giard, *loc. cit.*, (96) signale cette ressemblance au point de vue physiologique.
[2] *Loc. cit.* (97).

forme générale du corps, la structure interne, et le *Nauplius* passe par les stades *Métanauplius*, *Cyclops*[1]. La vie aux dépens d'un hôte ne commence en général qu'à ce dernier stade chez les formes parasites, ou même après qu'il est dépassé. Ce sont déjà des êtres tellement différenciés qu'ils sont inaptes à recommencer une nouvelle évolution. Leurs différenciations morphologique et histologique rendent impossible, sans doute, de nouvelles morphogénèse et histogénèse ; la conséquence de cet état est que leur nouveau genre de vie amène l'atrophie des membres locomoteurs, la déformation du corps, la dégradation des tissus.

Une des causes importantes de l'adaptation du Monstrillide à la vie parasitaire est son introduction dans un hôte à une phase précoce de son développement. C'est principalement ce qui lui vaut cette malléabilité et cette faculté de réagir contre la déchéance organique que ne possèdent pas les autres parasites.

Le Nauplius du Monstrillide pénètre dans le système circulatoire d'une Annélide ; il se nourrit aux dépens du sang de l'hôte, et une des manifestations de son genre de nutrition est l'adaptation et la transformation d'appendices en tentacules hæmopotes. Grâce à l'isolement que lui procure l'enveloppe cuticulaire imperméable, il se développe à l'abri des influences nocives, dégradantes du milieu biologique où il est emprisonné. Puis, comme les larves de formes libres, il s'accroît, acquiert successivement ses appendices d'avant en arrière, développe et perfectionne ses organes, mais sans présenter les mues successives et nombreuses de ses congénères. L'extension de son fourreau cuticulaire remplace les mues et lui permet un accroissement régulier. Quand tous ses organes et tous ses appendices sont à point, il abandonne l'hôte, par ses propres moyens, il éclot en quelque sorte et gagne la haute mer où il se reproduit. Il emporte cependant une tare, résultat du moyen parasitaire dont il s'est servi pour évoluer, c'est l'absence des organes de la nutrition.

[1] Chez plusieurs parasites comme *Anchorella*, *Brachellia*, *Lernæopoda*, etc., le stade d'éclosion est tardif, il a lieu au stade Cyclops (Van Beneden).

De même qu'entre le Nauplius et la forme adulte d'un Copépode libre, s'intercalent toute une série d'étapes qui marquent le perfectionnement de l'organisme, de même entre le Nauplius et la forme adulte monstrillide la plupart des organes de la vie libre se perfectionnent, mais avec des adaptations et des suppressions de parties qui tiennent au mode d'existence. C'est pourquoi j'ai appelé parasitisme évolutif l'ensemble des phases de l'évolution comprises entre la pénétration du Nauplius dans l'hôte et de la sortie de la forme adulte.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1890. Bourne, *Notes on the genus Monstrilla, Dana*, in-quart. *Journ Micr. Sc. (2)*, vol. XXX, p. 565-578. Pl. XXXVII.

1880. Brady, *A Monograph of the free and semi-parasitic Copepoda of the British Islands*, vol. III, p. 37 *(M. anglica)*.

1863. Claparède. *Beobachtungen über Anatomie und Entwickelungsgeschichte wirbelloser Thiere an der Küste von Normandie angestellt*. Leipzig *(Monstrilla Danae)*.

1863. Claus (C.), *Die freilebenden Copepoden mit besonderer Berücksichtigung der Fauna Deutschlands, der Nordsee und des Mittelmeeres*, Leipzig *(Monstrilla helgolandica)*.

1890-91. Claus, *Das Medianauge der Crustaceen. Arb. aus dem Zool. Inst. Univ. Wien*, tome IX, 1890, p. 27, fig. 14-16 (description et dessin de l'œil de *M. helgolandica*).

1848 Dana (J.-D.), *Crustacea. In U. St. exploring Expedition during the years 1838-42, under the command of Charles Wilkes*. Vol. XIII, Part. II, p. 1313 (description de *Monstrilla viridis*).

1895. Giard, (A.), *Sur l'Ethologie du genre Thaumaleus, Kröger* (famille des *Monstrillidæ*), *C. R. Ac. Sc.*, 29 avril 1895.

1896. — *Sur le parasitisme des Monstrillidæ. C. R. Ac. Sc.*, 16 nov. 1896.

1897. — *Sur le parasitisme placentaire des Monstrillidæ. C. R. Soc. Biologie*, 6 février 1897.

1892. Giesbrecht (W.), *Systematic und Faunistik der pelagischen Copepoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte. Fauna und Flora des Golfes von Neapel*. XIX. Monographie.

1897. — *Zur Ontogenese der Monstrilliden, Zool. Anz.* n° 528, 1897.

1894 Karawaiew (W.), *Matériaux pour la faune des Copépodes de la mer Noire* (en russe). *Mémoires de la Société des Naturalistes de Kiew*, tome XIV. — *Monstrilla Ostroumovii*, sp. n. p. 149, pl. II, fig. 6-10.

1877. Kriczagin, *Copepoda Maris nigri nova. In Mem. Soc. Nat. Kiew*, 1877. Ce mémoire en russe renferme la description de *M. intermedia*, *M. pontica*, *M. longissima*, rencontrées dans la mer Noire.

1848-49. Kröyer (H.). *Karcinologiske Bidrag. In : Naturh. Tidskrift Kjøbenhavn.* II Bd., p. 604. (*Thaumaleus typicus* antérieurement figuré sous le nom de *Thaumatoëssa typica*, in *Crustacés de l'Atlas de Gaimard*, 1842-45).

1857. Lubbock, *Description of eight new Species of Entomostraca found at Weymouth. In.: Ann. Magaz. Nat. History* (2), vol. XX (*Monstrilla anglica*).

1896. Malaquin (A.), *Parasitisme et évolution de deux Monstrillidæ (Thaumaleus filigranarum, n. sp., Hæmocera, n. g. Danae, Clap.), a l'intérieur du système vasculaire des Filogranes et des Salmacynes.* Ethologie (*C. R. Ac. Sc.*, 28 décembre 1896).

1897. — *Evolution des Monstrillides (Hæmocera Danae, H. filigranarum)* (*C. R. Ac. Sc.*, 11 janv. 1897).

1900. — *Nouvelles recherches sur l'évolution des Monstrillides* (*C. R. Ac. Sc.*, Paris, 12 février 1900).

1884. Möbius (K.), *Nachtrag zu dem in Jahre 1873 erschienenen Verzeichniss der wirbellosen Thiere der Ostsee*, in : *4. Ber. Comm. Unters. Deutsch. Meere.* Kiel, 7-11 Jahrg., 3 Abth. (sy. de *Monstrilla Danae*, p. 68).

1887. — *Systematische Darstellung der Thiere des Plankton, gewonnen in der westlichen Ostsee und auf einer Fahrt von Kiel in den Atlantischen Ocean bis jenseits der Hebriden.* Id. *5. Bericht*, 12-16 Jahrg. (*Monstrilla Danae*).

1891. Popp (S.-A.), *Zur Litteratur des Genus Monstrilla, Dana. In. : Abhandl. Naturwiss. Verein. zu Bremen*, XII Bd., p. 113-144.

1889. Scott (Th.) *Notes on a few Crustacea and Mollusca new to the fauna of the Forth, with exhibition of specimens. In : Proc. R. Physic. Soc. Edimburgh*, vol. X, p. 154-156.

1887. Thompson (I.-C.), *Second Report of the Copepoda of Liverpool Bay. In : Proc. Biol. Soc.*, Liverpool, vol II, p. 70, pl. I, fig. 1-9. Description de *Cymbasoma Herdmanni*, Th., synonyme de *Monstrilla anglica*.

1888[a] — *Copepoda of Madeira and the Canary Islands, with descriptions of new genera and species. In : Journ. Linn. Soc.*, London, Vol. XX, p. 154-155, pl. III, fig. 1-4 Description de *Cymbasoma Thaumaleus rigidus*.

1888[b] — *Report on the Copepoda collected in Maltese Seas by D. Bruce, M. B., during*, 1886-87-88. *Proc. Biol. Soc.*, Liverpool, vol II.

1889. — *Third Report on the Copepoda of Liverpool Bay. Ibid.*, vol III.

1890. — *Monstrilla and the Cymbasomatidæ. In : Trans. Biol. Soc.*, Liverpool. Vol. IV, p. 115-124, pl. IV. Description de *Monstrilla longicornis, Th.*

1893. — *Revised report on the Copepoda of Liverpool Bay, Trans., Biol. Soc.*, Liverpool, vol. VII, p. 1-56, pl. XV-XXXV (Famille des *Monstrillidæ*).

1897. — *Further Report upon le Free-Swimming Copepoda of the West Coast of Ireland Trans. Biol. Soc.* Liverpool, vol. XI (Signale *M. Danae*).

1893. — Timm (R.), *Monstrilla grandis Giesb.. M. helgolandica Claus. Thaumaleus germanicus n. sp.* In : *Zool. Anz.*, XVI Jahrg., p. 418-20.

1894. — *Copepoden und Cladoceren (Beiträge zur Fauna der sudwestlichen und westlichen Nordsee). In : Wissensch. Meeresuntersuchgn.*, Bd. I. p. 363-404 (*Th. germanicus n. sp., Th. Thompsonii, Monstrilla helgolandica, M. grandis*. p. 373, Taf. V et VI).

ADDITION

Giard a publié dans le *Bulletin de la Société entomologique de France*, séance du 26 décembre 1900, la note suivante :

Sur un type oublié de la famille des Monstrillidæ (Thaumatoessa armoricana) et *sur un cas nouveau de parasitisme chez les Monstrillæ.*

L'auteur y rappelle des observations assez singulières de Hesse exposées dans le mémoire suivant :

Hesse. *Observations sur des Crustacés rares ou nouveaux des côtes de France. Annales des Sc. Nat. 5e Série.* t. X, 1868, p. 362-371, pl. XIX, fig. 20-34.

Graeffe, E.— *Uebersicht der Fauna des Golfes von Triest.* in : *Arbeiten aus dem Zool. Inst. Wien.*, t. XIII, 1900, Heft. 1, p. 10.

Dans cette liste, l'auteur signale un Monstrillide dans l'estomac d'un *Syllis*. Cette observation aurait évidemment besoin d'être, sinon vérifiée, au moins précisée et complétée.

EXPLICATION DES PLANCHES

Lettres communes à toutes les figures

ab, abdomen.
ab[1,2,3,4], somites abdominaux.
an[1], antenne antérieure de l'adulte.
an[2]*t*, antenne postérieure de l'adulte, transformée en tentacule.
b, bouche.
Cd, canal déférent.
Ce, céphalon.
Cer, cerveau.
Cn, cellules nerveuses.
Cp, cellules pigmentaires.
Ct, cellules amœboïdes des tentacules.
Ect, ectoderme.
End, endoderme.
Enp, endopodite.
Ep, épiderme.
Exp, exopodite.
F, furca, somite terminal.
Hœ ♂, *Hœ* ♀, Hæmocère parasite dans l'intérieur de l'hôte.
G, initiales génitales.
i, invagination ventrale.
Lac, lacune sanguine.
m, cellules migratrices du mésoderme.
M, muscle ; *M. d.*, muscle dorsal ; *M. v.*, muscle ventral ; *M. l. d.*, muscle latéro-dorsal.
mdt, mandibule transformée en tentacules.
Mès, mésoderme.
N. au[1], antenne antérieure de la larve *Nauplius*.
N. au[2], antenne postérieure de la larve *Nauplius*.
N. md, mandibule de la larve *Nauplius*.
Œ. l., œil latéral.
Œ. m., œil médian.
O. g., orifice génital.
Ov, ovaire.
Ovd, oviducte.
Pth[1,2,3,4,5], pattes thoraciques.
Rét, cellules rétiniennes.
S, soies.
S. g., soies génitales.
Sp. ph, spermatophore.
St, stomodeum.
T, testicules.
Th, thorax.
Th[1,2,3,4,5], somites thoraciques.
Vit, vitellus.

Lettres particulières à l'hôte (S. Dysteri)

Br, branchies.
C. g., Cavité générale ou cœlome.
I, intestin.
L. i., lacune péri-intestinale.
M. th., membrane thoracique.
Ne, néphridie.
Ph, pharynx.
V, vaisseau.
V. v., vaisseau ventral.
V. br., vaisseau branchial.

PLANCHE II

L'adulte pélagique et le Nauplius (Hæmocera Danae)

Fig. 1. Gr. 50. Femelle adulte, de profil, immédiatement après la mise en liberté. Les soies des différents appendices sont entourées par une cuticule externe qui constituera la première mue de la vie libre. Le Monstrillide présente encore une courbure postérieure résultant de son développement dans le fourreau isolant. (V. même planche, fig. 6, la femelle dans son fourreau, et pl. III, fig. 12).

Fig. 2. Gr. 50. Femelle adulte et libre, après la mue ; vue dorsale. Les œufs sont encore en place dans le céphalothorax ; les deux oviductes, parcourant les somites thoraciques, sont remplis d'œufs mûrs. Les soies des antennes, des membres et de la furca débarrassées de la première enveloppe cuticulaire présentent un aspect plumeux qui était masqué avant la mue (fig. 1).

2. Gr. 140. Region ventrale antérieure de la précédente. Cette figure est destinée à montrer la disposition des yeux, l'insertion *t* des antennes tentaculaires disparues (V. fig. 6, *an²t*) et l'orifice buccal *b*.

3. Gr. 50. Femelle adulte, libre, après la ponte. Le sac ovigère est supporté par les longues soies génitales. L'extrémité abdominale est légèrement tordue pour montrer les deux branches de la furca avec leurs soies. Par suite de la ponte, le céphalothorax ne renferme plus qu'un tractus axial formé par l'épiderme qui s'est décollé de la cuticule. Au milieu, l'on aperçoit le cordon nerveux ventral *S. n.* ; en avant, le stomodeum ou pharynx rudimentaire relie l'orifice buccal à la partie antérieure du tractus.

4 et 5. Gr. 50. Mâle adulte, après la mue. La figure 4 le montre de profil ; la figure 5 le représente par la face ventrale. Les antennes antérieures uniques présentent une géniculation du dernier article, comme les mâles de beaucoup de Copépodes. Les spermatophores *Sp. ph.*, placés dans les derniers somites du thorax, font saillie sur les appendices du segment génital.

6. Gr. 50. Femelle parasite extraite de l'hôte, *Salmacyna Dysteri* (V. pl. III, fig. 12). Elle possède encore ses antennes tentaculaires et son fourreau protecteur ; ce dernier l'entoure à la façon d'une enveloppe chrysalidale. Exemplaire de grande taille. Profil.

7, 8 et 9. Le *Nauplius* issu de l'œuf : 1° avant l'éclosion ; 2° libre ; 3° fixé sur un hôte. Gr. 500.

7. Le *Nauplius* pris dans le sac ovigère et encore entouré par la membrane vitelline ; les appendices sont formés, et la jeune larve présente de légers mouvements dans l'intérieur de son enveloppe.

8. Le *Nauplius* à l'éclosion. Vue ventrale.

9. Un *Nauplius* en voie de pénétration (V. le texte, p. 131). Le corps est à demi-engagé dans la membrane thoracique, à l'endroit indiqué sur la figure 13 par l'embryon n° 1.

Ce stade de pénétration a été représenté à titre documentaire par la microphotographie (V. pl. VIII, fig. 1 et 2).

PLANCHE III

Le parasite et l'hôte

Les figures 10, 11, 12, 14 et 15 représentent des Salmacynes (*S. Dysteri*, Huxley) infestées par des parasites d'âges et de sexes différents, dans les diverses régions du corps. Tous les parasites sont logés dans le vaisseau ventral ; c'est ce que montrent aussi les sections transversales, fig. 16 et 17.

Le système vasculaire de la Salmacyne est teinté en vert minéral, couleur du sang des Serpuliens en général. La couleur rouge vermillon du

thorax des Salmacynes varie en intensité ; les branchies sont d'ordinaire d'une teinte bleutée, pâle, quelquefois tout à fait grises, quelquefois d'un rouge très clair.

Fig. 10. *S. Dystéri* de grande taille (Gr. 25) ; vue ventrale. Le Serpulien héberge deux parasites de sexes différents l'un, *Hœ* ♂, plus antérieur, l'autre *Hœ* ♀. Le premier, long d'environ 1mm, correspond sensiblement au ♂ de la fig. 35 ; le second à la ♀ de la fig. 34.

11. Gr. 30. *S. Dysteri* avec trois parasites. Vue dorsale. Le Serpulien étant supposé légèrement comprimé, et aussi à cause de la distention du système vasculaire, les Monstrillides, quoique logés dans le vaisseau ventral, paraissent situés sur le côté gauche du corps. Les deux premiers, *Hœ* ♂ et *Hœ*[1], sont placés dans la région intermédiaire entre le thorax et l'abdomen ; le troisième *Hœ*[3] est rejeté dans la région abdominale. Tous trois seront du sexe mâle ; *Hœ* ♂ est nettement différencié, *Hœ*[1] l'est un peu moins, *Hœ*[3] ne le sera qu'ultérieurement.

Hœ ♂ correspond sensiblement à l'embryon extrait de la fig. 35, pl. V ;
Hœ[1] à celui de la fig. 32, pl. IV ;
Hœ[3] à celui de la fig. 23, pl. IV.

12. Gr. 30. *S. Dysteri* infestée par un parasite du sexe femelle presque arrivé au terme de son développement. Vue dorsale, mais avec la même observation que pour la figure précédente. A ce stade l'*Hœmocera* présente des mouvements de saccades qui précèdent la sortie. Ces mouvements amènent la rupture des téguments dans la partie avoisinant la pointe terminale effilée du fourreau, *F.G.* L'hôte présente une courbure caractéristique dont la concavité correspond à sa partie dorsale (v. aussi fig. 14).

L'astérisque indique le point de sortie du parasite.

13. *S. Dysteri.* Vue dorsale. Ce dessin est destiné à montrer 1° la forme générale du corps, 2° le système vasculaire, coloré en vert par le sang, 3° la situation d'un certain nombre d'embryons issus du Nauplius et en voie de pénétration.

Les segments génitaux sont représentés par les signes ♂ et ♀, mais on n'a pas figuré les organes.

Les embryons parasites en pénétration sont indiqués par des numéros correspondant à ceux du texte et des autres planches ; le n° 1 est l'embryon représenté pl. II, fig. 9, et par les microphotographies pl. VIII, fig. 1 et 2 ; le n° 2 est celui figuré pl. V, fig. 38 ; le n° 4 est représenté en coupe transversale fig. 39, 40 et 41, etc.

La fig. 13[a] est un embryon un peu plus grossi dont la situation est indiquée par le trait pointillé. Il a été dessiné d'après une préparation de Salmacyne montée *in-toto* et colorée. Il était situé sous les téguments et correspondait sensiblement à l'embryon des fig. 40 et 41.

La fig. 13[b] est un embryon dont la situation est également indiquée sur l'abdomen de la Salmacyne ; il a été représenté d'après le vivant. Il était placé dans les téguments et montrait le pigment oculaire ainsi que les deux bandes vitellines de couleur verte (v. fig. 9, fig. 20[a], 20[b], etc.).

La fig. 13[c] montre un fragment de colonies de Salmacynes avec quelques

tubes d'où émergent les branchies épanouies et la région antérieure du thorax rouge vermillon. Grandeur naturelle.

Fig. 14. Gr. 30. *S. Dysteri*, infestée vue de profil. Le vaisseau ventral *v.v.*, très distendu, renferme trois parasites inégalement développés.

Le premier, *Hæ*[1], logé dans la région thoracique, est long de 0mm,580, il correspond à peu près à l'embryon extrait de la fig. 32.

Le second, *Hæ*[2] ♂, est un mâle presque à maturité et sur le point de devenir libre ; il correspond à celui de la fig. 37, pl. V.

Le troisième, *Hæ*[3], placé dans la région abdominale, est un embryon jeune long de 0mm,180 correspondant à la fig. 24.

L'astérisque indique, comme dans la figure 12, le point de sortie du parasite.

15. Salmacyne infestée par six parasites.

Le premier, *Hæ*[1] ♂, logé dans le thorax ; les quatre suivants, *Hæ*[2-5] ♂ placés dans la région intermédiaire ; enfin le dernier, *Hæ*, situé dans l'abdomen.

Les cinq premiers sont à peu près de même âge ; ils sont différenciés en le sexe ♂, sensiblement au stade du ♂ de la fig. 35.

Leurs rapports sont indiqués dans la section transversale représentée fig. 16.

Le dernier, *Hæ*, long de 0mm,240 environ, un peu plus avancé que celui de la fig. 25. Il est de pénétration plus récente ou bien il est en retard sur les précédents.

16. Coupe transversale d'une Salmacyne correspondant à une section analogue à celle qui rencontrerait les quatre parasites *Hæ*[2-5] ♂ de la fig. 15.

Les téguments sont réduits à une même membrane. Le tube digestif *I* est comprimé dorsalement avec la lacune périintestinale *h. i.* Le vaisseau ventral *V. v.* très distendu est presque accolé aux téguments, ne laissant subsister qu'une fente représentant la cavité générale *C. g.* Les faces ventrales des parasites sont toutes orientées vers le centre du vaisseau.

Les sections de ces parasites, dessinées à une petite échelle, correspondent à des dessins de la planche VII (fig. 78, 79, 80).

17. Coupe transversale d'une Salmacyne infestée par une Hæmocère ♀, et passant par la région céphalique de cette dernière, v. fig. 12. La section un peu oblique, pour le parasite, rencontre les yeux latéraux et les deux antennes tentaculaires *an*[2] *t.* Mêmes observations que dans la figure précédente relativement aux modifications de l'hôte.

PLANCHE IV

Développement de la forme extérieure

Les figures 21a à 32 représentent des embryons extraits de l'hôte. Pour les isoler, il suffit d'ouvrir avec des aiguilles le corps de la Salmacyne (de préférence en arrière des parasites, et par conséquent en avant relativement à l'Annélide, voir pl. III) et de faire sortir l'embryon par une pression légère ou par une dissociation sous la loupe. Les autres embryons sont dessinés, soit en place, soit d'après des préparations entières de Salmacynes montées et éclaircies.

18. Portion antérieure de l'abdomen d'une Salmacyne montrant deux embryons indifférenciés longs d'environ 100 μ correspondant sensiblemet à l'embryon de la fig. 22. Ils sont logés dans le vaisseau ventral *V. v*, dilaté dans la partie qui les contient, et leur orientation est inverse de celle de l'hôte. Gr. 120.

19. Parties céphalique et thoracique antérieure d'une Salmacyne, montrant deux embryons très jeunes, n° 20 et n° 46, logés dans les vaisseaux de cette région du corps. Le premier, n° 20, est placé dans le vaisseau branchial au point où, débouchant du tronc commun des branchies, il contourne le cerveau. Cet embryon a été représenté agrandi dans la fig 20ª.

Le n° 46 placé dans le vaisseau latéro-dorsal est représenté par les figures 46 à 50. V. le texte p. 141.

20ª L'embryon n° 20 de la figure précédente (Gr. 500) dessiné d'après les préparations de la Salmacyne montée *in-toto*, colorée et éclaircie. Longueur de l'embryon 55 μ.

20ᵇ Aspect sur le vivant d'un embryon de même âge que le precédent (Gr. 300), longueur 50 μ environ.

21ª et 21ᵇ Embryons hémopotes sensiblement de même âge. Le premier 21ª, longueur 75 μ, représenté d'après le vivant, il montre les éléments vitellins. *vit*, emigrant dans les tentacules *an² t.* et des vestiges du pigment de l'œil nauplien.

Le second 21ᵇ, longueur 80 μ, représenté d'après un embryon en place dans une Salmacyne montée et colorée, montrant les éléments meso-endodermiques d'apparence claire sur le précédent.

Les numéros 52, 53, 54 correspondent aux sections représentées, fig. 52, 53, 54. Pl. V.

22. Gr. 300. Embryon hémopote, long de 100 μ de l'extrémité antérieure du corps à l'extrémité postérieure ; vue dorsale. Les éléments meso-endodermiques apparaissent sous formes de grands éléments clairs et arrondis. Le fourreau cuticulaire est nettement apparent vers sa partie terminale (*F. c*).

23. Embryon hémopote long de 150 μ. Gr. 140.

24. — — 180 μ. Gr. 140.

25 et 26. Gr. 140. Deux embryons parasites, hémopotes de même dimension, au stade nauplien. Tous deux présentent l'ébauche des antennes antérieures *an¹*; ils possèdent des antennes tentaculaires *an² t*, très développés, le second, fig. 26, montre de plus les mandibules, *Md, t*, transformés comme les appendices précédents en tentacules. Cette paire d'appendices n'apparait qu'exceptionellement.

27. Vue sagittale combinée, d'après le vivant et les coupes transversales d'un embryon parasite au stade nauplien, comme les précédents.

Les numéros 59 à 64 correspondent respectivement à la direction des coupes transversales 59 à 64. Pl. VI.

28. Gr. 140. Embryon de 300 μ de long (mesuré de la pointe antérieure du fourreau à la pointe postérieure) stade d'apparition de la première paire de membres thoraciques.

Fig. 29. Gr. 140. Embryon de 380 μ environ. Profil.

30. Stade à peu près identique au précédent, à une échelle plus réduite (Gr. 100). Vue ventrale.

31. Embryon long d'un peu plus de 400 μ se rapportant à l'*Hæmocera filogra narum*.

Vue ventrale montrant les ébauches des membres thoraciques. Cet exemplaire a été représenté à cause des dimensions de la deuxième paire de tentacules *Md. t*, de seconde formation (v. fig. 26), les appendices apparaissent parfois, mais prennent rarement un aussi grand développement chez *H. Danæ*. On les retrouve parfois à l'état de vestige chez les formes presque complètement développées comme les parasites de la fig. 6 ou de la fig. 37.

32. Gr. Embryon différencié en mâle. Il montre bien la plus grande rapidité d'accroissement du fourreau cuticulaire sur le corps lui-même. Le fourreau mesure en effet une longueur de 0mm850 ; tandis que le corps ne mesure que 0mm400 de la base du rostre à la courbure abdominale. L'extrémité antérieure dentelée du fourreau est occupée par le prolongement rostral *R*, qui se résorbera ; l'extrémité postérieure est occupée par le prolongement caudal, *Caud*, qui ne correspond pas à l'extrémité abdominale et qui disparaîtra par la suite.

PLANCHE V

Parasites âgés et embryons jeunes

Les figures 33 à 37 représentent des parasites âgés extraits du système vasculaire de la Salmacyne ; on peut les voir en place dans les différents dessins de la planche III. Ces embryons sont mesurés de la base des antennes à la courbure abdominale.

Fig. 33. Embryon femelle de 0mm420 (× 100).

Les numéros 73 à 77 correspondent à la direction des coupes transversales représentées planche VII, figures 73 à 77.

34. Embryon femelle de 0mm650 environ (× 120).

Ce parasite correspond à peu près à l'embryon représenté en place, planche III, figure 10, *Hæ* ♀.

35. Embryon mâle de 0mm650 environ (× 80).

Le fourreau est long de 1mm.

36. Le même à une échelle plus petite, représenté avec ses antennes tentaculaires *an²t* très longues (2mm), et les lacunes sanguines *L. t*, L.

Il correspond sensiblement aux embryons annotés, *Hæ* ♂, des figures 10 et 11, en place dans leur hôte.

37. Parasite ♂ presque adulte, long de 1mm de la base des antennes à la courbure thoraco-abdominale ; le fourreau est long de 1mm450.

Ce parasite correspond à celui de la figure 14, marqué *Hæ²* ♂.

Les figures 38 à 54 sont relatives à la structure de l'embryon parasite en pénétration de l'épiderme au vaisseau sanguin. Ces figures sont longuement expliquées dans le texte.

Fig. 38. × 350. Embryon correspondant au n° 2, figure 13, planche III.

Il a été dessiné en place, d'après une préparation montée *in-toto*. L'embryon a pénétré entre les deux feuillets épithéliaux de la membrane thoracique ; ses éléments se sont fragmentés, le contour du corps s'est lobé ; cependant il persiste encore un reste de pigment. Cet embryon était en voie de dégénérescence (V. p. 134).

39. Gr. 140. Coupe transversale passant par la région céphalique de la Salmacyne et rencontrant l'embryon n°s 40-41, représenté même planche, figures 40 et 41. Il est situé entre les parois dorsales du pharynx *Ph*, et le cerveau *Cer*. Il s'y est creusé une cavité entre les neurones cérébraux ; sa pénétration récente est attestée par la conservation entière de son œil en *X*.

40 et 41. Deux sections transversales de l'embryon précédent ; la première, figure 40, remontrant l'œil en *X* ; la seconde passant par la région moyenne (V. p. 137). Gr. 800.

42. Gr. 500. Un embryon en voie de dégénérescence (il correspond au n° 3, fig. 13, pl. III). (V. p. 135.)

43. Gr. 500. Coupe transversale d'une branchie passant par la base d'une barbule, *barb*. Le vaisseau branchial, *V*, *br*, renferme un embryon parasite correspondant au n° 6 de la figure 13, qui a distendu le vaisseau. Le pigment oculaire est encore présent. La partie inférieure de la section montre les grandes cellules de soutien à contenu clair de la branchie.

44. Gr. 120. Coupe transversale de la région thoracique antérieure de la Salmacyne, montrant un embryon, *Emb n° 45*, dans le cœlome. La flèche indique le point de pénétration, décelé par la structure des téguments en cet endroit. *(Lire V. v. au lieu de O. v.)*.

45. L'embryon précédent grossi (V. p. 138).

46 à 50. Structure de l'embryon à son arrivée dans le système sanguin (V. page 141 et suivantes).

Les traits 1 à 8 de la figure 46 indiquent le nombre des coupes, 8, qui ont été pratiquées dans l'embryon ; les figures 47, 48, 49 et 50 correspondent respectivement aux n°s 2, 3, 5, 6.

51. Un embryon coupé selon le plan sagittal et logé dans la lacune péri-intestinale (V. p. 140).

52 à 54. Trois coupes transversales d'un embryon de 75 à 80 μ de long. La direction de ces coupes est indiquée par des numéros correspondants sur la figure 21^a^, planche IV. Gr. 500.

PLANCHE VI

Développement interne

Fig. 55-58. Quatre coupes transversales d'un embryon de 120 μ (V. fig. 6 dans le texte ; fig. 22, pl. IV, embryon de 100 μ ; fig. 23, embryon de 150 μ).

55. Gr. 500. Section passant par l'extrémité antérieure du rostre, et les deux tentacules, plongés dans le vaisseau sanguin, *V. v.*

56. Gr. 500. Section passant par le stomodeum et l'ébauche neuro-sensorielle.

Fig. 57. Gr. 500. Section passant par la région moyenne du corps, un peu en arrière de l'orifice d'invagination, délimitant l'abdomen (trait *ab* de la fig. 6, p. 154).

La cavité marquée *ab* par erreur est la cavité d'invagination et non la cavité abdominale.

58. Gr. 500. Section passant en arrière de la précédente, vers le fond de l'invagination et remontrant la cavité correspondant à l'abdomen *ab*.

59-64. Gr. 500. Six coupes transversales d'un embryon de 200 μ, au stade nauplien parasite (V. fig. 25 et 26). La direction de ces coupes transversales est indiquée par les numéros correspondants 59, 60, 61, 62, 63, 64 de la figure 27, planche IV.

65-67. Gr. 500. Trois coupes transversales d'un embryon de 0mm400, correspondant sensiblement à celui représenté planche IV, figure 29. La première passe par l'extrémité antérieure, elle est indiquée par le trait *Ce* de la figure 29 ; la seconde passe par *Pth*[1], et la troisième par le trait *ab*.

68. Gr. 380. Coupe transversale de la région céphalique d'un parasite ♂ âgé, montrant la structure et la disposition des trois yeux ; *p*, pigment jaune-verdâtre situé au-dessus des yeux.

69-71. Trois coupes transversales des antennes tentaculaires appartenant à des embryons de plus en plus âgés ; la section, figure 69, × 800, est empruntée à un embryon de 75 à 80 μ (V. fig. 21[a], 21[b] ; fig. 52, 53, 54) ; la seconde, figure 70, × 500, est empruntée à un embryon de 0mm200, et la troisième à un parasite plus âgé.

72. × 120. Coupe transversale de la région céphalique d'une *Salmacyna Dysteri* correspondant à la figure 39, planche V.

Ce dessin est destiné à montrer la situation anormale dans laquelle s'est développé cet embryon, qui s'est logé dans les vaisseaux branchiaux contournant le cerveau. Le corps, logé à droite dans le dessin, a comprimé le cerveau de l'hôte ; une des tentacules, *an*[2]*t*, du parasite occupe le vaisseau branchial placé à gauche dans le dessin.

PLANCHE VII

Développement et organisation (H. Dana)

Fig. 73 à 77. Coupes transversales d'une femelle jeune de 0mm400 représentée fig. 33, pl. V. Les sections sont indiquées sur cette dernière figure par les chiffres correspondants 73 à 77.

73. Gr. 500. Coupe transversale passant par le stomodeum et la bouche, ainsi que par la masse des cellules endodermiques indifférenciées.

74. Gr. 500. Coupe transversale passant par la région postérieure du céphalothorax et rencontrant les bourgeons des premières pattes thoraciques.

75. Gr. 500. Coupe transversale passant en arrière de la précédente, rencontrant les bourgeons de la seconde paire de membres thoraciques *Pth*[2].

75[b] Un fragment de la partie *M*, plus grossie, destiné à montrer les éléments mésodermiques, les uns musculaires, les autres vacuolisés pour la production des gouttelettes huileuses de réserve.

76. Gr. 120. La section passe par la partie postérieure du thorax rencontrant la 3ᵉ et la 4ᵉ paires de pattes thoraciques chevauchant les unes sur les autres, ainsi que par l'abdomen qui s'avance en dessous d'elles.

77. Section transversale passant par la courbure thoraco-abdominale, un peu plus en arrière toutefois que ne l'indique le trait 77 de la fig. 33.

78. Gr. 380. Coupe transversale d'un jeune ♂ représenté par la fig. 35 ; la direction de la coupe y est indiquée par le trait 78.

79. Gr. 380. Coupe transversale d'un mâle plus âgé, presque à maturité. La direction de cette coupe est indiquée sur la fig. 37, par le trait 79. A côté, le canal déférent a été représenté avec le spermatophore *Sp. ph.*, qu'il renferme.

80. Gr. 380. Coupe transversale d'un jeune ♂, fig. 35, indiquée sur ce dessin par le trait 80. A côté, le canal déférent *C. d.* a été représenté plus grossi.

81. Coupe transversale d'un mâle âgé (V. fig. 37, trait 81), *p* pigment.

82 à 84ᵃ ᵉᵗ ᵇ Sections transversales d'un parasite ♀ arrivé presque au terme de son développement et correspondant à la fig. 6 de la planche II. La direction des coupes est indiquée sur ce dessin par les traits 82, 83 et 84.

82. Gr. 210. La section passe par la partie postérieure du Céphalon et rencontre l'extrémité antérieure de la première paire de pattes thoraciques. *Pth*¹.

83. Gr. 210. La section passe par le troisième somite thoracique et rencontre la base de *Pth*³ ainsi que l'extrémité de *Pth*⁴.

84ᵃ Gr. 120. La section passe par le quatrième somite thoracique, ainsi que par l'abdomen qui a été grossi dans la figure suivante.

84ᵇ Abdomen de la fig. 84ᵃ plus grossi (Gr. 380) et orienté normalement. En effet l'abdomen étant reployé sur la face ventrale, son orientation dans la fig. 84ᵃ est inverse de celle du thorax.

La section passe par la base des soies génitales *S. g.* et par la parti glandulaire terminale des oviductes.

85 et 86. Gr. 140. Deux coupes transversales passant par la même région thoracique d'une Salmacyne, l'une, fig. 85, non parasitée et normale ; l'autre, fig. 85, infestée par plusieurs embryons monstrillens. L'on peut ainsi comparer les modifications amenées par le parasitisme sur l'hôte. Les deux traits limitent la région parapodiale dans les deux sections.

Dans la fig. 86, les embryons parasites sont tous logés dans le vaisseau ventral distendu. On en compte six, numérotés I à VI, sectionnés dans des régions différentes de leurs corps. De plus, il existe quelques coupes d'antennes tentaculaires *an*² *t*. Ils sont tous orientés la face ventrale tournée vers le centre du vaisseau sanguin.

PLANCHE VIII

Trois microphotographies.

Les numéros 1 et 2 représentent le *Nauplius* en pénétration. C'est la photographie à titre de document indiscutable du *Nauplius* représenté. Pl. II, fig. 9.

La première, faite à un assez faible grossissement (× 35) montre la Salmacyne après fixation, coloration et éclaircissement dans le baume,

La jeune larve, N, est fixée sur la membrane thoracique, à droite, entre le 3e et le 4e segment sétigère.

La seconde exécutée à un grossissement de 300 fois montre la partie du corps de la Salmacyne où pénètre le *Nauplius*. L'éclaircissement ne permet pas de voir les appendices, toutefois vers la partie supérieure on aperçoit une mandibule qui s'est reployée parallèlement au corps.

L'œil en X forme une tache noire avec la forme caractéristique; en arrière et parallèlement les deux bandes lécithiques; en avant, le contour du corps de la larve, où l'on distingue les éléments cellulaires, est peu accusé; c'est qu'à cet endroit il n'est plus revêtu par la cutitule. Cet aspect rappelle celui de l'embryon interne à un stade très voisin dessiné Pl. V, fig. 45.

Fig. 3. La microphotographie est celle d'un embryon hémopote d'environ 180 μ de longueur, sensiblement de même âge que celui de la fig. 23, pl. IV.

(D'après un exemplaire coloré et monté. Gr. 120).

TABLE DES MATIÈRES

Pages

AVANT-PROPOS 81

Première partie

LA FORME adulte, libre et pélagique 82

I. Introduction 82

II. Historique 85

III. Organisation du Monstrillide adulte ; type *Hœmocera Danae* (Clpd) Malaquin 88

1. Morphologie externe. 89

2. Organisation interne. 96

3. Dimorphisme sexuel 104

IV. La famille des Monstrillides. Taxonomie. 106

V. Rapports taxonomiques des espèces et des genres parasites avec les Annélides qu'ils infestent. 102

2e Partie

LE DÉVELOPPEMENT (Type : *Hœmocera Danae*).

I. Introduction à l'étude du développement.

1. Résumé historique. 113

2. L'hôte parasite (*Salmacyna Dysteri* Huxley) 118

II. Les premiers phénomènes ontogéniques : 1° développement de l'œuf dans le sac ovigère jusqu'au Nauplius à l'éclosion 124

2. Comment le Nauplius arrive sur l'hôte 128

III. Le parasitisme évolutif. 130

1. Pénétration. *a)* Le Nauplius en voie de pénétration. . . 131

b) De l'épiderme au vaisseau sanguin 133

c) Structure de l'embryon à son arrivée dans le vaisseau sanguin 141

2. Phase d'adaptation. Formation de l'embryon hémopote. 145

3. Formation d'une deuxième phase nauplienne ou Nauplius hémopote 150

4. Le développement progressif 159

a) Développement de la forme extérieure du corps. . 159

Évolution morphologique du mâle. 162

— — de la femelle. 163

b) Différenciation de la structure interne 165

Productions tégumentaires. Sécrétion de la cuticule. Le fourreau cuticulaire, son rôle isolant. Les extrémités caudale et abdominale. 165

Nutrition du parasite. Structure des tentacules. Sang. 170

Système nerveux. 172

Développement et structure des yeux. 173

Pages

Le *Stomodeum* et le rudiment endodermique . . . 178
Système musculaire. 180
Organes génitaux. 181
5. Détermination du sexe 183
6. Orientation et rapports généraux du parasite et de l'hôte. 186
7. Action du parasite sur l'hôte. Castration parasitaire. . . 187
8. Éclosion ou mise en liberté du parasite ; l'hôte après la sortie ; coïncidence de l'éclosion et de la maturité sexuelle. 191
9. Destinée des Monstrillides adultes après la fécondation. 193
10. Le parasitisme chez les autres Monstrillides 195

3e partie. — Conclusions et Interprétations relatives a l'évolution

I. Les caractères phylogénétiques et cœnogénétiques du Nauplius issu de l'œuf. 197
II. La pénétration. Les éléments nouveaux et les conditions nouvelles de l'Ontogénèse. 201
III. Réaction et adaptation de l'organisme embryonnaire. 203
IV. La Réversion ontogénique ; le deuxième stade nauplien, parasite interne. 205
V. Les causes qui déterminent le parasitisme évolutif. Action des facteurs de l'Ontogénèse. L'excitation fonctionnelle. L'Hérédité 209
VI. Le parasitisme des Monstrillides comparé à celui de quelques autres parasites. 215
Index bibliographique 218
Explication des planches 221

ÉTUDES PHYSIOLOGIQUES

SUR

LES ASTÉRIES

PAR

L. CUÉNOT

Professeur à l'Université de Nancy

Ce travail fait suite à la série de monographies physiologiques que j'ai précédemment publiées sur les Gastropodes Pulmonés et les autres Mollusques, les Oligochètes, les Crustacés Décapodes et les Orthoptères. Dans le présent mémoire, j'ai étudié, principalement chez les Astéries et un peu chez les Oursins, les amibocytes, l'excrétion, la phagocytose éliminatrice et enfin les systèmes lacunaire et périlacunaire dont l'anatomie et la physiologie sont encore mal connues.

Les espèces étudiées sont les suivantes :

Asterias rubens L. — *A. glacialis* L.

Cribrella oculata Linck.

Crossaster papposus Linck.

Asterina gibbosa Penn. — *Palmipes membranaceus* Linck.

Astropecten Jonstoni Delle Chiaje.

Mes recherches ont été faites en partie à Nancy, en partie aux laboratoires de Roscoff et d'Arcachon ; que les directeurs de ces deux stations veuillent bien agréer l'expression de ma vive gratitude pour l'hospitalité qu'ils m'ont accordée très libéralement.

Amibocytes

On rencontre les mêmes globules libres dans toutes les cavités internes de l'Astérie, cœlome, cavités périlacunaires, appareil lacunaire et système ambulacraire ; on sait depuis longtemps que ce sont de petites cellules très amiboïdes, pouvant émettre de très longs pseudopodes, qui sont isolées ou réunies en plasmodes volumineux. La plupart de ces amibocytes ont un cytoplasme hyalin, sans inclusions : quelques-uns seulement (*sphæruliferous corpuscles* de Durham) renferment des granules colorés, jaunes, violacés ou noirâtres, qui sont, comme nous le verrons plus tard, des produits d'excrétion phagocytés par les amibocytes ou peut-être fabriqués par eux. Les globules amiboïdes des Astéries ne renferment jamais de granulations acidophiles, colorables électivement par les couleurs d'aniline dites acides ; cette exception mérite d'être notée, car ces granulations acidophiles se rencontrent presque constamment dans les amibocytes des autres animaux, Néphridiés, Arthropodes, Vertébrés, etc. ; je ne connais jusqu'ici que les Gastropodes Pulmonés qui en soient dépourvus.

Les amibocytes jeunes, c'est-à-dire ceux qui ne renferment que peu ou point de granules jaunes, sont des phagocytes très actifs à forte réaction acide (virage de grumeaux de tournesol et d'alizarine), comme l'a déjà noté Chapeaux (**93**) ; ils digèrent en quelques jours des quantités notables de globules rouges de sang de Bœuf introduits dans le cœlome et dissolvent aussi, paraît-il, des gouttelettes d'huile (Chapeaux). Les amibocytes à granules jaunes ont perdu entièrement le pouvoir phagocytaire.

Reproduction des amibocytes. — On sait que le remplacement des amibocytes peut s'opérer par deux voies différentes : tantôt il y a un organe globuligène défini, d'où se détachent les jeunes globules (Crustacés Décapodes, Céphalopodes, Térébelliens, Vertébrés), tantôt il n'y a pas du tout d'organe globuligène et ce sont les jeunes globules libres eux-mêmes qui se divisent activement pour remplacer

les éléments disparus (Insectes, Arachnides, la plupart des Mollusques, etc.). Les Astéries appartiennent à la seconde catégorie. Je me suis convaincu, en effet, que les organes auxquels divers auteurs et moi-même avions attribué une fonction globuligène, tels que la glande ovoïde, les vésicules de Poli et les corps de Tiedemann ont un tout autre rôle.

En examinant les amibocytes sur des coupes de très jeunes Astéries, chez lesquelles les divisions sont naturellement plus fréquentes que chez les adultes, on en trouve un nombre considérable qui renferment deux ou même trois noyaux (fig. 10) ; il ne me paraît pas douteux que ce sont des stades de division directe ; je n'ai jamais vu de mitoses, dans aucune des nombreuses préparations examinées. On rencontre ces amibocytes à deux noyaux dans les lacunes aussi bien que dans le cœlome ou l'appareil ambulacraire. J'en conclus donc que les jeunes amibocytes se multiplient uniquement par division directe ; les Gastropodes Pulmonés étaient jusqu'ici les seuls animaux qui présentaient ce mode de renouvellement des amibocytes.

Appareil lacunaire

Comme on le sait, l'appareil lacunaire des Echinodermes est quelque chose de tout à fait spécial aux animaux de ce groupe, et ne peut être comparé que de loin à un appareil circulatoire ou lymphatique. Il comprend d'abord un système de *capillaires absorbants* répandus sur la région absorbante du tube digestif, qui recueillent les produits solubles de la digestion (cela est assez comparable aux chylifères des Vertébrés et aux absorbants intestinaux des Brachiopodes) ; ce liquide nutritif, très riche en albuminoïdes, est distribué ensuite par des *lacunes nourricières* à certains organes importants, glandes génitales et tentacules ambulacraires. Les lacunes nourricières sont presque toujours logées au milieu ou sur la paroi interne d'un tube plus ou moins large, le *sinus périlacunaire* (cavité périhémale ou pseudohémale de Ludwig) ; il est infini-

ment probable que les substances dissoutes dans le liquide lacunaire diffusent à travers la paroi mince des lacunes, passent dans le sinus périlacunaire et parviennent ainsi à des organes, tels que le système nerveux, qui ne reçoivent pas de ramifications lacunaires directes. Chez presque tous les Echinodermes, on rencontre, interposés sur le trajet des lacunes, des organes de structure lymphoïde, dont j'examinerai plus loin la fonction ; le plus constant de ces organes est connu depuis longtemps sous le nom de *glande ovoïde* (Oursins, Astéries et Ophiures). Enfin il n'y a pas d'organes d'impulsion annexés à l'appareil lacunaire ; le liquide nourricier chemine lentement, sous le double effet de l'osmose intestinale et de la dépense produite aux extrémités.

Tout en répondant à ce schéma général, l'appareil lacunaire présente dans les diverses classes d'Echinodermes des agencements assez différents. Chez les Holothuries, les absorbants intestinaux se jettent dans deux *lacunes marginales*, dont l'une émet la *lacune génitale* : ces deux lacunes marginales de l'intestin aboutissent à un *anneau oral* qui porte parfois des différenciations lymphoïdes, et c'est de cet anneau que partent *cinq lacunes radiales* qui émettent de nombreuses branches transverses pour les tentacules péribuccaux et les ambulacres. Les lacunes radiales manquent totalement chez les Synaptes, ce qui se comprend, vu l'absence d'ambulacres chez ces animaux.

Chez les Crinoïdes, les absorbants intestinaux aboutissent à un plexus annulaire oral, formé de lacunes enchevêtrées et d'amas lymphoïdes (organe spongieux) ; on trouve sous les téguments du disque un réseau, dont les connexions avec l'anneau oral ne sont pas connues, et c'est de ce réseau que partent les dix lacunes génitales. Il n'y a pas de lacunes radiales.

Chez les Oursins, les absorbants aboutissent à une lacune marginale qui longe l'œsophage et se jette dans un anneau lacunaire oral, présentant souvent des appendices lymphoïdes (vésicules spongieuses des Echinidés) ; de cet anneau partent six lacunes : cinq radiales

qui donnent des branches aux ambulacres et une sixième qui se ramifie dans la glande ovoïde ; à l'extrémité aborale de celle-ci, la lacune glandulaire donne naissance à un réseau annulaire qui émet les cinq lacunes génitales.

Pendant longtemps, on n'a pu mettre en évidence les absorbants intestinaux chez les Astéries et les Ophiures, bien que les lacunes nourricières existassent dans ces deux groupes, et Ed. Perrier (**93**) a pu proposer de répartir les Echinodermes en deux sous-embranchements, l'un caractérisé par la présence d'absorbants (Holothuries, Crinoïdes, Oursins), et l'autre par leur absence (Astéries, Ophiures). Russo (**93**), reprenant une observation oubliée d'Hamann, a tout d'abord reconnu chez les Ophiures l'existence d'une relation entre le sac digestif et le système des lacunes nourricières : cinq courtes branches, de position radiale, qui sont sans aucun doute l'aboutissant des absorbants répartis sur le sac digestif, sortent de la paroi de celui-ci et vont se jeter à plein canal dans l'anneau lacunaire aboral (*Ophiothrix, Ophioglypha*) ; de là, le liquide nourricier va d'une part aux organes génitaux, d'autre part à la glande ovoïde ; cette dernière aboutit à un anneau oral, d'où partent cinq lacunes qui donnent des branches aux ambulacres, comme d'ordinaire.

Après avoir facilement vérifié l'observation de Russo, je n'ai plus douté de l'existence d'absorbants chez les Astéries ; j'ai pu les découvrir par le procédé des coupes sériées et ensuite par la dissection. Je prendrai comme type de ma description une espèce du genre *Asterias* (*A. rubens* L.), chez laquelle j'ai pu faire une reconstruction absolument complète et certaine (fig. 1 et 7).

Chacun des dix cœcums radiaux porte, du côté aboral, deux lacunes longitudinales qui courent dans toute leur longueur et présentent des anastomoses transversales assez fréquentes (fig. 3). En arrivant à la base du bras, les quatre lacunes du même bras se rapprochent et confluent ensemble ; enfin un pentagone, situé à la face aborale du sac stomacal, réunit toutes les lacunes des cinq bras. Dans l'interradius C D, le pentagone se continue avec deux cordons, connus

depuis longtemps, qui ont un aspect glandulaire semblable à celui de la glande ovoïde, avec laquelle ils sont en continuité de tissu. Chez un *Asterias rubens* adulte, j'ai vu une très petite lacune compléter le pentagone stomacal entre les deux cordons glandulaires (fig. 1), mais je ne répondrais pas qu'elle existe chez tous les individus.

Il est très facile de mettre en évidence les lacunes longitudinales des cœcums radiaux, soit par des coupes transversales, soit même par des dissections ; on peut les voir à la loupe (fig. 3), sur des *Asterias glacialis* de taille convenable, conservés dans de l'alcool, qui coagule le contenu des lacunes et leur donne une certaine opacité. Il est infiniment probable que ces gros troncs longitudinaux reçoivent des capillaires absorbants, comme ceux que l'on connaît sur l'intestin des Holothuries et des Oursins, mais pour les mettre en évidence, il faudrait faire des injections ; nul doute qu'un zoologiste patient, et disposant au bord de la mer d'Astéries de grande taille, ne puisse les réussir en injectant par le pentagone stomacal ou les lacunes longitudinales.

J'ai retrouvé très facilement les lacunes longitudinales des cœcums chez les Etoiles de mer que j'avais sous la main, *Cribrella oculata*, *Asterina gibbosa*, *Astropecten Jonstoni*, mais je n'ai pu arriver à reconstruire d'une façon complète l'appareil lacunaire des *Asterina*, malgré les nombreuses séries de coupes que j'ai faites. La fig. 2 montre le résultat auquel je suis arrivé pour *Asterina gibbosa* (*Astropecten* présente une disposition identique) ; on voit facilement les deux lacunes internes des cœcums se réunir, puis la lacune externe de chacun des cœcums aller rejoindre la lacune externe d'un cœcum du bras voisin, mais je n'ai pu mettre en évidence la manière dont les lacunes des divers bras sont reliées entre elles ; il est possible que ce soit par un réseau capillaire trop fin pour être visible dans les coupes. La communication avec la glande ovoïde, par l'intermédiaire des deux cordons glandulaires, est tout à fait identique à ce que j'ai observé pour le genre *Asterias*. Bien que cette reconstruction, faute sans doute d'un matériel convenable, n'ait pu être complétée,

j'ai donné toutefois la figure 2 ; si quelqu'un veut reprendre ce sujet d'études, elle lui fournira au moins une indication préliminaire. En tous cas, on voit qu'il y a une légère différence dans le trajet des lacunes, entre les *Asterias* d'une part, et les *Asterina* et *Astropecten* d'autre part.

Rapports des absorbants intestinaux avec le cœlome aboral. — Le système des absorbants intestinaux a des rapports très curieux avec les cavités cœlomiques de l'Astérie ; on sait que les entérocœles, après une évolution compliquée, finissent par former dans le disque deux cavités superposées, l'une comprise entre le sac digestif et la face aborale (cœlome aboral ou épigastrique), l'autre comprise entre le même sac et la face orale (cœlome oral ou hypogastrique) ; ces deux cavités sont séparées l'une de l'autre chez l'adulte par un mésentère pentagonal plus ou moins perforé, qu'on retrouve facilement dans les dissections. Quand les cœcums radiaux et les bras se développent, la plus grande partie de la cavité brachiale dépend du cœlome oral, tandis que les petites cavités comprises entre les deux mésentères parallèles qui suspendent chacun des cœcums sont des diverticules du cœlome aboral (fig. 8). Si l'on jette les yeux sur la figure 1, on voit que les lacunes absorbantes sont toujours situées dans le cœlome aboral, attachées au mésentère qui sépare cette cavité de la voisine ; en effet, les deux lacunes longitudinales des cœcums sont en dedans des mésentères suspenseurs (fig. 8), et le pentagone stomacal suit scrupuleusement, en dedans, le trajet du mésentère qui attache l'estomac à la face aborale du disque. Seuls, les deux cordons glandulaires qui établissent la communication du pentagone avec la glande ovoïde, traversent le cœlome oral.

Structure des lacunes et de la glande ovoïde. — Toutes les lacunes, aussi bien les lacunes longitudinales des cœcums que les diverses lacunes nourricières, sont creusées en plein tissu conjonctif ; leur cavité est généralement cloisonnée par des tractus conjonctifs plus ou moins nombreux, et il n'y a pas d'épithélium interne. Comme je l'ai dit plus haut, le contenu des lacunes est un liquide très riche

en albuminoïdes, qui donnent sur les coupes un précipité caractéristique, et renfermant de nombreux amibocytes en suspension ou arrêtés sur les parois.

Quant à la glande ovoïde, sa structure est maintenant assez bien connue, et la description que je vais en donner s'accorde tout à fait avec celle de Ludwig (*Bronn's Thierreich*, p. 605). On sait comment elle se développe : chez la larve ou la jeune Étoile, il apparaît, sur la paroi interne du sinus axial, un bourrelet qui se développe de plus en plus en faisant saillie dans la cavité du sinus ; ce pli, constitué par un développement du mésenchyme, est naturellement revêtu à sa surface par l'épithélium vibratile du sinus ; le mésenchyme intérieur se creuse de nombreuses cavités laissant au centre un axe conjonctif.

L'épaississement ainsi produit se plisse excessivement, notamment dans les genres *Asterias* et *Crossaster*, de façon à prendre en coupe un aspect arboriforme (fig. 4) ; les cavités internes sont naturellement petites, et le revêtement épithélial externe a une énorme surface, grâce aux plissements.

Chez le Astéries adultes, l'épithélium externe de la glande ovoïde est formé par des cellules plus ou moins aplaties, qui portent un unique cil vibratile, et dont le cytoplasme renferme des granules jaunâtres (fig. 5) ; ce sont manifestement des cellules glandulaires. A l'intérieur, la glande renferme un axe conjonctif très ramifié, dans les mailles duquel sont comprises des cavités qui communiquent les unes avec les autres ; certaines de ces cavités, peut-être toutes, renferment du liquide lacunaire, bien reconnaissable à son précipité albumineux. Enfin, on trouve encore dans la glande une grande quantité de cellules, les unes accolées aux parois ou au réseau conjonctif, les autres libres ; ces cellules ressemblent beaucoup ou sont même identiques aux amibocytes normaux, et elles renferment comme eux des granulations colorées, jaunâtres, violacées ou noirâtres, qui donnent leur coloration à la glande entière : un grand nombre de cellules sont littéralement bourrées de ces granules jaunes,

et il est très probable qu'elles représentent le stade final de l'évolution de ces éléments.

Si on examine des coupes minces de la glande ovoïde, fixées au liquide de Flemming, on constate qu'un nombre considérable des cellules internes ont un noyau en chromatolyse (fig. 5, *b*), c'est-à-dire qu'il est divisé en petites sphères fortement colorables par les colorants nucléaires, et il n'est pas difficile de se convaincre que ces cellules dégénérées sont précisément celles qui, sur le vivant, apparaissent bourrées de granules jaunes. Enfin je n'ai jamais vu une seule division, directe ou indirecte, dans ces cellules internes, ce qui exclut immédiatement l'hypothèse émise autrefois avec assez de vraisemblance par Ed. Perrier et moi sur le rôle globuligène de la glande ovoïde.

Les deux cordons qui unissent le pentagone stomacal des *Asterias* à la glande ovoïde ont exactement la même structure que celle-ci, et présentent en coupe le même aspect arboriforme. Tout ce que j'ai dit de la glande convient absolument à ces deux cordons.

Ici se pose une question, aussi bien pour la glande ovoïde des Astéries que pour celle des Oursins, qui a une structure très semblable : les cellules internes de la glande ovoïde sont-elles des cellules propres, particulières à l'organe, ou bien sont-elles des amibocytes lacunaires arrêtés là en grand nombre pour des raisons mécaniques, et notamment par l'étroitesse et la complication du chemin à suivre? Comme il y a identité à tous les points de vue entre les cellules internes de la glande ovoïde et les amibocytes lacunaires, et comme d'autre part les premières ne montrent jamais de divisions indiquant un renouvellement sur place des éléments, je pencherai plutôt vers la seconde hypothèse. Je pense donc que la majeure partie des cellules intérieures de la glande ovoïde des Astéries et des Oursins sont tout simplement des amibocytes lacunaires ou cœlomiques, qui pénètrent dans les mailles conjonctives, s'y arrêtent et y subissent une évolution spéciale dont le dernier terme est représenté par les cellules dégénérées, bourrées de granules jaunes ; la significa-

tion de ceux-ci comme produits de déchet n'est maintenant plus douteuse.

Les lacunes nourricières qui sortent de la glande ovoïde ne se distinguent de celle-ci que par le moindre étalement de leur surface, la réduction du réseau conjonctif et la diminution de nombre des cellules, mais ces dernières sont tout à fait semblables à celles de la glande, et on y trouve encore les éléments bourrés de granules jaunes dont j'ai parlé plus haut.

Historique. — J'ai décrit pour la première fois les absorbants intestinaux des Astéries, dans une note de 1895 ; Russo **(98)** a fait à ce sujet une réclamation de priorité ; il aurait signalé, avant moi, en 1894, des absorbants intestinaux chez *Asterina gibbosa* et décrit leurs connexions ; or, voici ce qu'il en dit dans ce travail : « Dès que la lacune aborale s'est différenciée au voisinage du tube aquifère, elle émet un petit diverticule en forme de bourgeon ; celui-ci s'allonge peu à peu et va rejoindre la paroi de l'estomac pour s'insérer juste au point où prennent origine les cœcums radiaux. Quand l'anneau lacunaire aboral s'est formé, aux dépens de celui-ci se différencient d'autres lacunes correspondant à chaque cœcum radial. Plus tard, entre les deux cœcums du même bras, il se forme un tractus lacunaire transversal, qui relie deux absorbants voisins (page 7). » Il semble, d'après cette brève description et les figures assez peu claires, que ces absorbants, au nombre de 10 ou de 11, se jettent dans l'anneau lacunaire aboral, comme les absorbants des Ophiures. Je suis d'un avis tout différent, et ma description ne ressemble en rien à celle de Russo, comme on l'a vu.

Les deux cordons glandulaires qui unissent le système des absorbants intestinaux à la glande ovoïde sont connus depuis longtemps (Tiedemann, 1816), mais leur signification était très controversée : Greeff, Hoffmann, Teuscher, Mac-Bride et moi-même en ont fait des organes glandulaires ou de simples brides mésentériques, tandis que Tiedemann, Ludwig, Hamann, Russo et Chadwick les ont considérés comme des vaisseaux ; ces trois derniers auteurs, en particulier, y

ont vu à juste titre l'aboutissant de lacunes intestinales encore inconnues.

Pour la glande ovoïde, il suffit de rappeler les noms variés qu'on lui a attribués pour faire en même temps son histoire ; elle a été successivement un herzähnlicher Kanal, Herz ou Herzgeflecht (Tiedemann et Ludwig), un kiemenartiges Organ (Greeff), un Chromatogen-Organ (Hamann), un corps plastidogène (E. Perrier), sans compter les noms moins significatifs d'Organ des schlauchförmigen Kanales, organe plexiforme, glande ovoïde, organe collatéral, organe dorsal, organe axial, Paraxon-Drüse et Septalorgan. Je ne crois plus, pour les raisons données plus haut à propos de la division des amibocytes, que cette glande ait une fonction globuligène, comme Ed. Perrier et moi l'avions pensé autrefois ; il est certain d'autre part que les cordons génitaux sur lesquels se développent les organes génitaux n'ont que des rapports de voisinage avec la glande ovoïde, et qu'ils constituent une formation tout à fait distincte de celle-ci ; enfin il n'est plus douteux que cette glande est un organe rénal, d'une structure et d'un fonctionnement très particuliers (ce que j'ai appelé un rein lymphoïde), qui épure le liquide lacunaire venant de l'intestin, ou même le liquide cœlomique (Oursins). Au point de vue anatomique, la glande ovoïde est inséparable du tube aquifère, auquel elle est toujours accolée (Astéries, Ophiures, Oursins) ; si donc, on veut enfin fixer la nomenclature et donner un nom logique à cet organe, on pourra l'appeler le rein collatéral au tube aquifère, ou encore le rein lymphoïde.

Tout le monde est d'accord maintenant sur l'existence et la signification des diverses lacunes nourricières, lacunes génitales, anneau oral, lacunes radiales et ambulacraires, et il est sans intérêt de rappeler les variations d'opinion à leur sujet. Dans son travail sur le développement d'*Asterina gibbosa* (**96**, p. 373), Mac-Bride dit qu'il n'y a pas de lacunes radiales chez cette espèce, bien qu'il ait trouvé l'anneau lacunaire oral ; j'avais fait auparavant la même erreur que lui. Des coupes plus soignées m'ont montré chez *Asterina* des lacunes

radiales incluses dans le septum radial, comme d'habitude, avec branches transverses pour les ambulacres, exactement comme chez les autres Astéries.

Système des cavités périlacunaires et des cavités intra-tégumentaires

Chez les divers Echinodermes, les lacunes *nourricières* sont presque toujours logées au milieu ou sur la paroi interne d'une cavité tubulaire, que j'appelle *sinus périlacunaire* (c'est ce que Ludwig a dénommé *Perihämalräume* et tout récemment *Pseudohämalräume* ; je préfère le premier nom, dont le mien n'est que la traduction). Comme ces sinus accompagnent les lacunes nourricières, on doit s'attendre à trouver un *sinus annulaire oral*, des *sinus radiaux*[1], un *sinus annulaire aboral* et des *sinus génitaux* (fig. 7); il faut y adjoindre un grand *sinus axial* ou *sinus glandulaire*, qui s'étend de la face orale à la face aborale et qui est plus ou moins rempli par la glande ovoïde. Tous ces sinus paraissent avoir la même valeur : ce sont des portions du cœlome qui s'en isolent par la formation de replis ou par un processus d'évagination ; chez la plupart des Astéries, tous ces sinus, bien que formés indépendamment les uns des autres, communiquent largement entre eux, de sorte qu'une seule injection poussée par un sinus radial peut remplir tout le système périlacunaire, qui retrace ainsi le trajet des lacunes nourricières renfermées à son intérieur. Enfin les sinus radiaux donnent naissance à des branches transverses (fig. 7 et 8), qui passent entre les ambulacres et se jettent dans un *sinus marginal* placé sur les bords de la rainure brachiale. Jusque là tout le monde est d'accord.

Greeff et les divers auteurs allemands qui l'ont suivi, ont trouvé dans l'épaisseur de la peau, entre la mince couche musculo-péritonéale et la zone épaisse à plaques calcaires, un système de cavités irrégulières, traversées de place en place par des piliers conjonctifs.

[1] On peut désigner le sinus annulaire oral et les sinus radiaux comme *sinus sous-neuraux*, pour les distinguer des *sinus épineuraux* qui sont des cavités d'invagination sus-jacentes aux cordons nerveux, homologues à un épendyme.

qui s'élargissent au niveau de chaque tubule branchial pour lui former une petite cavité périphérique. Ces cavités intra-tégumentaires (*Kanalsystem der Haut*) sont bien vraisemblablement d'origine schizocœlique ; elles se trouvent aussi bien dans le disque que dans les bras et ne manquent qu'au niveau de l'armature squelettique qui forme l'axe des bras et le pourtour de la bouche.

Bien que quelques auteurs, dont je suis, aient cru que ces cavités n'avaient pas d'existence réelle et étaient des fentes créées par l'action des réactifs fixateurs, il n'y a plus de doute à avoir sur leur réalité ; on peut aussi bien les injecter sur le vivant que les retrouver sur des coupes.

Greeff, Ludwig et Hamann ont admis que les sinus marginaux des rainures brachiales communiquent avec les cavités intra-tégumentaires par de petites branches qui se détachent des sinus au niveau de chaque ambulacre, passent entre la pièce ambulacraire et la pièce adambulacraire et arrivent ainsi sous la zone musculo-péritonéale (fig. 8, *n*). Perrier et Poirier, et moi-même d'autre part, nous fiant seulement aux injections, avons admis que ces petites branches vont s'ouvrir directement dans le cœlome du bras ; j'ai décrit de plus cinq autres communications avec le cœlome, réalisées par autant de petits canaux qui sortent dans chaque interradius de l'anneau périlacunaire oral (fig. 7, *i*).

J'ai repris la question, en étudiant cette fois des coupes de disque et de bras préalablement injectés, et je dois avouer que je m'étais trompé, et que les auteurs allemands ont absolument raison. Tous ces canaux émis par le système périlacunaire vont bien s'ouvrir dans la cavité intra-tégumentaire, de sorte que les deux systèmes n'en forment qu'un seul. J'avais eu le tort d'user autrefois de matières trop pénétrantes ; celles-ci, lorsqu'on les injecte par le sinus radial d'une Astérie parfaitement vivante et entière, passent avec la plus grande facilité dans le cœlome, probablement par filtration à travers les tissus ; on peut voir qu'en *n*, fig. 8, il n'y a qu'une très mince couche conjonctive qui sépare la cavité cœlomique de la cavité intra-

tégumentaire. Mais je répète qu'au point de vue anatomique, on ne peut déceler aucune communication visible.

La cavité intra-tégumentaire, qui a évidemment pour effet de faire pénétrer dans l'épaisseur de la peau les liquides nourriciers, est très comparable à la zone perméable qui se trouve dans la paroi du corps des Holothuries, et qui renferme toujours une grande quantité d'amibocytes migrants. Cette zone se prolonge dans l'épaisseur des ambulacres d'Holothuries; elle correspond sans aucun doute aux petits canaux que les injections décèlent sur les ambulacres des Astéries; ces canaux, creusés dans le conjonctif de l'ambulacre, proviennent des sinus marginal et radial avoisinants.

Physiologie des cavités d'irrigation chez l'Astérie. — Il me semble que, maintenant, on peut bien comprendre le fonctionnement des différents systèmes canaliculaires des Astéries, qui ont donné lieu à tant d'opinions contradictoires et suscité tant de travaux. Comme l'a montré Chapeaux (**93**), l'absorption des produits de la digestion a lieu à travers la paroi des cœcums radiaux: en effet, si l'on introduit dans l'œsophage un flocon de fibrine colorée au carmin ou de l'huile d'olive, on retrouve douze heures après des grains rouges ou des gouttelettes de graisse dans les cellules mêmes des cœcums et aussi dans le cœlome. De l'épithélium, le liquide nourricier gagne les lacunes absorbantes et arrive à la glande ovoïde, qu'il parcourt dans toute sa longueur (voir sur le schéma fig. 7). Là, il subit évidemment une épuration (comme nous le montrerons dans le chapitre *Excrétion*), à la fois par les cellules internes et par l'épithélium qui recouvre la glande. Puis le liquide lacunaire épuré gagne les organes génitaux d'une part, la face orale et les ambulacres d'autre part.

Il est infiniment probable que les substances dissoutes dans le liquide lacunaire diffusent à travers la paroi mince des lacunes et passent dans les cavités périlacunaires, puis dans les cavités intra-tégumentaires; elles parviennent ainsi à des organes qui ne reçoivent pas de ramifications lacunaires, comme le système nerveux, la paroi

du corps et les tubules branchiaux, enfin la paroi conjonctive des ambulacres.

Enfin, si les sinus périlacunaires et intra-tégumentaires ne communiquent pas avec le cœlome, l'osmose est du moins très facile entre les contenus de ces différentes cavités.

Ce n'est pas tout : on sait que le tube aquifère présente vers son extrémité aborale (fig. 7, *g*) un large orifice de communication avec le sinus axial qui lui est accolé (Astéries, Oursins et Ophiures) ; on sait aussi quelle est la valeur de cet orifice, témoin de l'interposition d'un entérocœle entre le tube aquifère larvaire d'une part et le pore externe d'autre part ; l'entérocœle interposé est devenu le sinus axial (Bury), et le tube aquifère est maintenant presque continu avec le madréporite, sauf au niveau de l'orifice latéral dans le sinus. On peut se demander si l'eau entrée par les pores aquifères peut s'introduire dans le système périlacunaire à la faveur de cette communication, ou si, au contraire, c'est le liquide du sinus axial qui est appelé à travers l'orifice et passe dans le tube aquifère et de là dans l'appareil ambulacraire ; ce liquide a sans doute une certaine valeur nutritive, puisqu'il baigne la glande ovoïde sur une si large surface qu'il doit y avoir une forte diffusion du contenu lacunaire.

Quelques observations, quoique non décisives, me font pencher plutôt vers la seconde hypothèse ; plusieurs fois, après avoir injecté une substance colorante dans un sinus périlacunaire radial, j'ai retrouvé quelques jours après la couleur dans le sinus axial d'abord, puis dans l'appareil ambulacraire ; il y a donc eu un courant allant du sinus au tube aquifère, et non pas l'inverse.

Or, on sait que l'épithélium vibratile qui revêt l'intérieur du tube aquifère bat l'eau de façon à provoquer un courant allant de *dehors en dedans* (Ludwig, Cuénot, Mac-Bride) ; ce courant, à l'état normal, est forcément nul, puisque l'appareil ambulacraire est plein de liquide ; la quantité d'eau qui peut entrer par les pores du madréporite ne peut qu'être égale aux petites pertes d'eau par filtration à travers la paroi des ambulacres. J'ai pensé que ce dispositif a pour

effet de maintenir dans tout le système une pression constante et maxima, produisant la turgescence nécessaire au bon fonctionnement des ambulacres. S'il en est ainsi, on peut concevoir que le tube aquifère appelle le liquide, non plus de l'eau de mer extérieure, mais de l'intérieur de l'Astérie, par l'orifice de communication avec le sinus axial, après obturation ou suppression du madréporite; cette expérience a été faite par Mead (**99**), et il a gardé cinq mois en bonne santé un *Asterias* privé de madréporite.

Excrétion

On peut dire que l'on ne sait à peu près rien sur l'excrétion chez les Astérides; on a fait beaucoup de suppositions, mais le seul résultat expérimental obtenu jusqu'ici est dû à Kowalevsky (**89**) : à la suite d'injection de carminate d'ammoniaque et de brun de Bismarck dans l'appareil ambulacraire d'un *Astropecten*, il a constaté que les corps de Tiedemann absorbaient ces matières colorantes; par contre ils ne se colorent pas dans les injections cœlomiques : en injectant du carminate dans le cœlome d'Echinides, la glande ovoïde s'est montrée plusieurs fois colorée en rouge. Kowalevsky attribue donc la valeur d'organes excréteurs à la glande ovoïde et aux corps de Tiedemann.

Comme Kowalevsky, j'ai cherché à résoudre la question par la méthode des injections physiologiques, en injectant dans les diverses cavités internes des couleurs d'aniline dissoutes dans de l'eau de mer ou mieux encore dans du liquide cœlomique d'Astérie. Les Astéries supportent des doses massives de solutions colorées et continuent à se porter parfaitement bien. J'ai pu ainsi mettre en évidence deux séries de cellules excrétrices ou *néphrocytes*[1] : 1° l'une, représentée par une portion du tube digestif (cœcums radiaux), élimine l'indigo, la fuchsine acide, l'hélianthine et le vert de méthyle : ce sont des *néphrocytes à indigo;* 2° l'autre, représentée par les

[1] Terme proposé par de Ribaucourt (*C. R. Soc. de Biologie,* 19 janvier 1901) pour designer les cellules excrétrices non réunies en organe.

épithéliums péritonéaux du cœlome, des cavités ambulacraires et périlacunaires, par celui des organes annexes (corps de TIEDEMANN), enfin par les amibocytes libres et la glande ovoïde, élimine le carminate d'ammoniaque : ce sont des *néphrocytes à carminate*.

I. NÉPHROCYTES A INDIGO. — Si l'on ouvre un *Asterias glacialis* quelques jours après une injection cœlomique de fuchsine acide, indigocarmin, etc., on constate que le liquide cœlomique est parfaitement incolore, et que la couleur a été absorbée par la région glandulaire et plissée des cœcums radiaux ; la portion lisse que j'ai qualifiée de réservoir (**88**) ne se colore pas. La substance injectée se retrouve sous forme de petits granules dans l'épithélium interne des cœcums, mêlés aux nombreux granules jaunes ou incolores qui remplissent normalement le corps cellulaire. La réaction de ces cellules est nettement acide, car la fuchsine S, qui se décolore en milieu alcalin, conserve sa teinte rouge vif.

Les matières colorantes absorbées sont sans doute rejetées dans la lumière du cœcum radial et passent ensuite au dehors, comme le prouve l'observation suivante : quinze jours après une injection très abondante de vert de méthyle dans le cœlome d'un *Asterias glacialis*, je coupe un bras et j'examine les cœcums radiaux qui sont vivement colorés en vert ; dix jours après, soit vingt-cinq jours après l'injection, je dissèque l'animal : les cœcums des bras restants sont revenus à très peu près à leur teinte normale ; on ne trouve plus dans l'épithélium interne que de petits grains verts très clairsemés.

On sait que les cœcums radiaux sont incontestablement producteurs de diastases digestives et absorbent les produits solubles de la digestion ; or, les injections physiologiques permettent d'ajouter à ces deux fonctions un rôle des plus importants dans l'excrétion. Ce triple cumul physiologique n'a plus rien qui nous étonne, car le foie des Gastropodes Pulmonés et celui des Crustacés Décapodes présentent des phénomènes plus ou moins semblables.

Je suis d'autant plus disposé à ajouter foi aux injections physiolo-

giques touchant le rôle des cœcums radiaux dans l'excrétion, que chez les Oursins[1] également, une portion du tube digestif présente la même propriété ; cette fois, c'est la seconde courbure tout entière, rectum compris, dont l'épithélium interne élimine l'indigo, la fuchsine acide, l'hélianthine et le vert de méthyle injectés dans le cœlome, c'est-à-dire les mêmes substances que les cœcums radiaux des Astéries.

On ne sait pas quelle est la substance qu'éliminent normalement les cœcums radiaux ; Griffiths (88) a bien signalé de l'acide urique dans ceux-ci, mais il s'est sûrement trompé ; Müller et Troschel, puis Krukenberg n'ont pas pu y déceler la présence de ce corps.

II. Néphrocytes a carminate. — Si l'on ouvre une Astérie, quelques jours après une injection cœlomique de carminate d'ammoniaque, on constate que le revêtement intérieur du disque et des bras est plus ou moins rosé, alors que le liquide cœlomique est décoloré ; cela tient en partie à une coloration diffuse du tissu conjonctif, mais surtout à l'absorption du carminate par les cellules péritonéales. Comme on sait, celles-ci forment un épithélium cubique ou aplati, vibratile, qui revêt d'une couche continue tous les organes internes ; à l'état normal, ces cellules renferment des granules incolores ou jaunâtres ; après l'injection de carminate, on y voit en plus de petits granules roses, mêlés aux précédents (fig. 9). Il y a donc une élimination incontestable de la substance étrangère introduite dans l'organisme, et nous devons considérer cet épithélium péritonéal, non point comme un revêtement banal, mais comme un épithélium glandulaire, et les granules renfermés dans les cellules comme un produit de déchet fabriqué par celles ci.

Le carminate pénètre par osmose dans les sinus périlacunaires radiaux, et il est encore éliminé par l'épithélium de revêtement de ces cavités ; celui qui recouvre le septum radial, en particulier, présente toujours une vive coloration, plus intense même que celle de l'épithélium du cœlome.

[1] *Strongylocentrotus lividus* Brdt, *Echinus esculentus* L.

Pour mettre en évidence le rôle éliminateur de l'épithélium des cavités ambulacraires, il faut pousser une injection de carminate dans un canal ambulacraire radial ; quelquefois même ce n'est pas nécessaire, et j'ai plusieurs fois obtenu des colorations à la suite d'injections cœlomiques (*Crossaster, Palmipes*), probablement parce que le carminate avait pénétré par osmose dans l'appareil ambulacraire. J'ai constaté à plusieurs reprises que l'épithélium plat et vibratile qui revêt intérieurement les vésicules ambulacraires présente les mêmes granulations roses que l'épithélium du cœlome (on sait d'ailleurs que l'un et l'autre épithéliums ont la même origine entérocœlienne). Enfin les corps de Tiedemann, diverticules tubulaires de l'anneau ambulacraire, revêtus de cellules cubiques à longs cils vibratiles, qui renferment les mêmes granulations jaunâtres que les cellules péritonéales, absorbent aussi le carminate, toujours sous forme de granules roses (*Asterias glacialis, Crossaster, Palmipes*) ; ceci est du reste une confirmation du résultat obtenu par Kowalevsky chez les *Astropecten*.

Pour montrer le rôle joué dans l'excrétion par la glande ovoïde, il suffit généralement d'injections cœlomiques ; le carminate vient au contact de la glande ovoïde, par osmose ou autrement, et celle-ci l'absorbe en prenant une vive coloration rouge ; chez les grandes espèces cependant, *Asterias glacialis* par exemple, la plus grande épaisseur de la paroi du sinus axial ne permet pas l'osmose, et la glande ovoïde ne se colore pas à la suite d'injections cœlomiques ; il faudrait faire parvenir le carminate dans le sinus axial même, ce qui n'est pas facile. Lorsque la glande a été au contact du carminate, elle prend une coloration rouge, aussi bien la partie renfermée dans le sinus axial que les deux cordons lacuno-glandulaires qui la relient à l'intestin ; cette coloration est due à une double cause (fig. 6) : 1° les cellules péritonéales vibratiles qui revêtent la glande ont éliminé le carminate, comme les autres épithéliums entérocœliens dont nous avons parlé plus haut ; 2° les cellules internes ont absorbé aussi beaucoup de couleur ; les unes renferment seule-

ment de fins granules rouges mélangés aux granules normaux ; d'autres en sont littéralement bourrées.

Enfin, il est extrêmement probable que les amibocytes libres participent aussi à l'élimination du carminate ; quelques heures ou quelques jours après une injection cœlomique de cette substance, on en trouve une notable quantité dans les amibocytes libres ; à la vérité, il est presque impossible de décider si les grains rouges que l'on voit dans le cytoplasme proviennent bien du carminate dissous dans le liquide ambiant et absorbé par osmose, ou bien si ce sont de petits grains solides de carmin simplement phagocytés (car il est à peu près impossible d'éviter une légère décomposition du carminate lorsqu'il est mélangé au liquide cœlomique de l'Astérie), ou bien encore, si les amibocytes n'ont pas emprunté leurs granules aux épithéliums péritonéaux, qui doivent vraisemblablement les rejeter dans le cœlome. Mais, s'il est difficile d'être très affirmatif pour les amibocytes du cœlome et de l'appareil ambulacraire, il ne peut y avoir aucun doute sur la faculté éliminatrice des amibocytes lacunaires ; dans les lacunes de la glande ovoïde, dans les lacunes génitales et radiales, la grande majorité des amibocytes errants renferme beaucoup de grains rouges ; il n'y a que les globules bourrés de grains jaunes qui ne participent pas à l'élimination, sans doute parce que ce sont des cellules arrivées au terme de leur existence.

En somme, si l'on accepte les résultats des injections physiologiques, les Astéries possèdent un rein à carminate singulièrement étendu en surface, le petit volume et la faible activité des cellules excrétrices étant compensés par leur grand nombre. Les granules jaunes, bruns, violacés ou noirâtres formés dans les amibocytes ou les cellules de la glande ovoïde, de même que les granules jaunâtres ou incolores renfermés dans les épithéliums entérocœliens, seraient donc des produits de déchet, de nature inconnue d'ailleurs.

Ce qui m'engage à tenir pour valables les résultats des injections physiologiques, c'est qu'elles donnent exactement les mêmes résultats chez les Oursins (*Strongylocentrotus lividus* Brdt,

Echinus esculentus L.) : chez ceux-ci, le carminate est éliminé par les épithéliums péritonéaux et ambulacraires, par les amibocytes libres et les cellules internes de la glande ovoïde [1], exactement comme chez les Astéries.

Quant à la manière dont les produits de déchet sont éliminés au dehors, elle est encore un peu obscure ; pour les amibocytes lacunaires et ceux de la glande ovoïde, il est probable qu'ils passent par diapédèse dans les cavités périlacunaires, de là dans le cœlome et ensuite au dehors, comme nous le verrons plus loin (*Phagocytose éliminatrice*) ; pour les épithéliums péritonéaux et ambulacraires et celui des corps de Tiedemann, je suppose que les cellules rejettent leur contenu dans le liquide cœlomique ou ambulacraire, à la manière des chloragogènes d'Annélides, et que les granules de déchet sont capturés par les phagocytes et transportés par eux au dehors.

L'intervention des globules amiboïdes dans l'excrétion, à la manière, non pas de phagocytes, mais de cellules rénales ordinaires agissant par osmose, n'est pas une nouveauté : les expériences de Harmer (**91**), confirmées par celles de Calvet (**1900**), ont montré que les amibocytes cœlomiques des Bryozoaires Ectoproctes absorbent certaines matières colorantes qui ont pénétré par osmose dans la cavité générale ; les petits amibocytes du sang rouge des Oligochètes (voir mon travail de 1897) possèdent aussi cette propriété et fixent dans leur cytoplasme des couleurs dissoutes dans le liquide qui les baigne ; enfin, un certain nombre de travaux récents (Stassano, Metchnikoff, Besredka) montrent que les amibocytes des Vertébrés peuvent absorber des substances dissoutes qui sont ainsi retirées de la circulation : par exemple, les amibocytes de Chien, Lapin ou Cobaye fixent divers produits injectés dans le sang, tels que des sels de mercure, un arséniate alcalin, des toxines, etc. Le cas des Echinodermes n'est donc pas isolé.

[1] J'ai représenté (**97**, pl. 10, fig. 8) une coupe de glande ovoïde de *Strongylocentrotus lividus*, cinq jours après injection cœlomique de carminate d'ammoniaque, qui montre la fixation du carminate par les cellules internes de la glande.

Phagocytose éliminatrice

La phagocytose a chez les Astéries une très grande importance comme procédé d'élimination des produits d'excrétion ; ce fait a été mis en lumière par Durham (**91**), qui a montré que les phagocytes émigraient en masse à travers la paroi mince des tubules branchiaux qui recouvrent la face dorsale et parviennent ainsi au dehors.

L'expérience est d'ailleurs très facile à faire : si on injecte dans le cœlome une poudre insoluble, encre de Chine ou carmin, ou encore indigocarmin (qui se précipite dans les liquides salés), ces substances sont capturées immédiatement par les amibocytes jeunes, c'est-à-dire par ceux qui ne renferment pas d'inclusions antérieures; ils s'agglomèrent volontiers en masses plus ou moins volumineuses, souvent visibles à l'œil nu. Entraînés avec le liquide cœlomique par les cils vibratiles péritonéaux, ces masses colorées ne tardent pas à entrer dans les tubules branchiaux et s'accolent à leur paroi interne, surtout vers l'extrémité, en formant une sorte de bouchon terminal.

Comme l'a très bien vu Durham, les phagocytes isolés ou les masses volumineuses de phagocytes accolés, poussés sans doute par un chimiotactisme positif pour l'oxygène, passent à travers la paroi mince des tubules et parviennent à la surface externe. Il semble souvent que l'extrémité des tubules, remplie par un amas de phagocytes, s'autotomise pour ainsi dire, en se contractant au-dessous de l'amas, comme une bourse dont on serrerait le lien.

Il y a indiscutablement sortie des phagocytes, comme l'ont parfaitement constaté Durham et Chapeaux, car il n'est pas difficile de retrouver des phagocytes remplis de matière colorante soit sur le corps de l'Astérie, soit même dans l'eau de l'aquarium. Quelques jours après une injection cœlomique, les Infusoires commensaux (*Hemispeira asteriasi* Fabre-Domergue), qui vivent à la surface *externe* des branchies d'*Asterias glacialis*, renferment presque tous des grains de matière colorante, qu'ils ont évidemment ingérés au passage [1]. D'ailleurs on

[1] Durham avait déjà remarqué que les Caprelles qui vivent communément sur *Asterias rubens*, absorbent au passage le bleu d'aniline injecté dans le cœlome de l'Astérie et éliminé par les phagocytes.

voit diminuer de jour en jour la quantité de la substance injectée dans le cœlome; au bout de quinze jours, un *Asterias glacialis* qui a reçu une forte dose d'indigocarmin n'en renferme presque plus; presque tout, charrié par les phagocytes, a passé à travers les tubules branchiaux.

Ce curieux phénomène, si facile à démontrer expérimentalement, se produit d'ailleurs en tout temps; si l'on retire d'un aquarium un *Asterias glacialis* normal, parfaitement bien portant et sans la moindre blessure, et qu'on recueille dans un verre de montre l'eau de mer qui ruisselle le long des bras, on trouvera toujours dans cette eau quelques amibocytes bien vivants, les uns incolores, les autres plus nombreux remplis de granulations jaunes ou d'inclusions variées : ce sont évidemment des phagocytes parvenus au dehors après avoir traversé les branchies.

Certainement ce sont les Astéries qui fournissent le plus bel exemple de phagocytose éliminatrice des produits d'excrétion. On sait que ce phénomène est assez répandu : on le connaît chez les Oligochètes (Cuénot), les Polychètes (Racovitza), les Hirudinées (Graf), les Sipunculiens (Cuénot), les Mollusques Lamellibranches (de Bruyne et Cuénot), les Holothuries (Schultz), et il existe sans doute encore chez bien d'autres animaux; mais il est rare qu'il ait une pareille intensité et surtout une telle efficacité; en effet, les Astéries sont totalement débarrassées des excreta solides, tandis que chez les autres animaux cités plus haut, c'est la minime partie des produits d'excrétion qui s'échappe ainsi au dehors; le reste des phagocytes s'accumule à demeure dans le tissu conjonctif, l'encombrant d'une quantité de granules insolubles qui augmente avec l'âge, si bien que chez les vieux Oursins ou les vieilles Holothuries, par exemple, le tissu conjonctif est littéralement bourré des produits de déchet fabriqués durant la vie de l'animal.

Conclusions

1° Les amibocytes se multiplient uniquement par division directe (fig. 10); il n'y a pas d'organe globuligène.

2° J'ai décrit les absorbants intestinaux, jusque là inconnus; le liquide nourricier, absorbé sur les cœcums radiaux (fig. 1, 2, 3), gagne la glande ovoïde, y subit sans doute une épuration, et de là s'en va par des lacunes nourricières à la face orale d'une part, aux organes génitaux d'autre part (fig. 7). Au sujet du système périlacunaire et des cavités intra-tégumentaires, je me range maintenant à l'opinion de l'École allemande, touchant leur non-communication anatomique avec le cœlome, mais les échanges osmotiques sont faciles. Par l'intermédiaire de ces deux systèmes de cavités, les substances nutritives, diffusées à travers la paroi mince des lacunes, parviennent aux organes qui ne reçoivent pas de ramifications lacunaires.

3° Chez les Astéries et les Oursins, il y a deux sortes de cellules excrétrices : 1° des néphrocytes à indigo, représentés par l'épithélium d'une portion du tube digestif (cœcums radiaux des Astéries, seconde courbure intestinale des Oursins); 2° des néphrocytes à carminate, représentés par les épithéliums péritonéaux du cœlome (fig. 9), des cavités périlacunaires et ambulacraires, par celui des organes annexes (corps de Tiedemann), et enfin par les amibocytes libres et les cellules internes de la glande ovoïde (fig. 6).

4° Il est probable que les produits de déchet fabriqués par les diverses cellules à carminate tombent dans le cœlome, où ils sont capturés par les phagocytes; comme l'a déjà vu Durham, ces phagocytes peuvent s'échapper au dehors en passant à travers la paroi des tubules branchiaux (phagocytose éliminatrice).

Nancy, février 1901.

OUVRAGES CITÉS

1899. Besredka. Du rôle des leucocytes dans l'intoxication par un composé arsenical soluble. *Ann. Institut Pasteur,* t. XIII, p. 209.

1900. Calvet. Contribution à l'histoire naturelle des Bryozoaires ectoproctes marins, *Montpellier.*

1893. Chadwick. Notes on the hœmal and water-vascular systems of the Asteroidea. *Proc. and Trans. of the Liverpool Biol. Soc.,* t. VII, p. 231.

1893. Chapeaux. Sur la nutrition des Echinodermes. *Bull. Acad. roy. de Belgique* (3), t. XXVI, p. 227.

1888. Cuénot. Contribution à l'étude anatomique des Astérides. *Arch. de Zool. exp.* (2), t. V *bis,* 2e mémoire.

1892. — Études physiologiques sur les Gastéropodes Pulmonés. *Arch. Biol.,* t. XII, p. 683.

1896. — L'appareil lacunaire et les absorbants intestinaux chez les Étoiles de mer. *Comptes rendus Ac. Sc. Paris,* t. CXXII, p. 414.

1897. — Les globules sanguins et les organes lymphoïdes des Invertébrés. *Arch. d'Anat. microsc.,* t. I, p. 153.

1897*bis* — Études physiologiques sur les Oligochètes. *Arch. Biol.,* t. XV, p. 79.

1891. Durham. On wandering cells in Echinoderms, etc. *Quart. Journ. micr. Sc.,* t. XXXIII, p. 81.

1872. Greeff. Ueber den Bau der Echinodermen. *III. Milth. Sitz.-Ber. Ges. Bef. ges. Naturw. Marburg,* p. 158.

1888. Griffiths. Further researches on the physiology of the Invertebrata. *Proc. R. Soc. London,* t. XLIV, p. 325.

1885. Hamann. Beiträge zur Histologie der Echinodermen. Die Asteriden. *Iena.*

1891. Harmer. On the nature of the excretory processes in marine Polyzoa. *Quart. Journ. micr. Sc.,* t. XXXIII, p. 123.

1889. Kowalevsky. Ein Beitrag zur Kenntnis der Exkretions Organe. *Biol. Centralbl.,* Bd IX (*Echinodermen,* p. 73).

1880. Krukenberg. Vergleichend-physiologische Studien an den Küsten der Adria. Abth. II, p. 22.

1894 Ludwig. Echinodermen. *Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs,* Bd II, Abth. 3, 1894-1899.

1896. Mac-Bride. The development of Asterina gibbosa. *Quart. Journ. micr. Sc.,* t. XXXVIII, p. 339.

1899. Mead. Special report on the Starfish. *Rep. Comm. Inland Fisheries Rhode Island,* t. XXIX, p. 37.

1898. Metchnikoff. Toxine tétanique et leucocyles. *Ann. Inst. Pasteur*, t. XII, p. 263.

1842. Müller et Troschel. System der Asteriden, *Braunschweig* (voir p. 132).

1882. Perrier et Poirier. Sur l'appareil circulatoire des Étoiles de mer. *Comptes rendus Ac. Sc. Paris*, t. XCIV, p. 658.

1893. Perrier (E.). Traité de Zoologie (Phytozoaires). *Paris*.

1893. Russo. Sulla connessione dello stomaco ed il circulo delle lacune sanguigne aborali nelle Ophiothrichidæ. *Zool. Anzeiger*, Bd XVI, p. 76.

1894. — Contribuzione alla genesi degli organi negli Stelleridi. *Atti d. R. Accad. d. Scienze di Napoli*, vol. VI, série II.

1898. — Nuove osservazioni sulla morfologia degli Echinodermi. *Monitore Zoologico Italiano*, IX anno, p. 114.

1898. Stassano. L'absorption du mercure par les leucocytes. *Comptes rendus Ac. Sc. Paris*, t. CXXVII, p. 680.

EXPLICATION DE LA PLANCHE

Fig. 1. Système lacunaire absorbant, chez *Asterias rubens*; les viscères ont été dessinés d'après nature, après enlèvement de la surface dorsale du corps, et on a mis en place les lacunes absorbantes telles qu'elles apparaissent dans les dissections et les coupes sériées : *a*, lacunes longitudinales des cœcums radiaux ; *c*, cordons lacuno-lymphoïdes reliant le pentagone stomacal à la glande ovoïde ; *cs*, cœcums stomacaux ; *e*, sac stomacal ; *m*, madréporite. × 2.

2. Système lacunaire absorbant chez *Asterina gibbosa*; les viscères ont été dessinés d'après nature, après enlèvement de la surface dorsale du corps, et on a mis en place les lacunes absorbantes telles que les montrent (incomplètement du reste) les coupes sériées : *c*, cordons lacuno-lymphoïdes reliant les lacunes absorbantes à la glande ovoïde ; *cs*, cœcums stomacaux ; *e*, sac stomacal ; *m*, pilier interradial. × 3.

3. Cœcum radial d'*Asterias glacialis*, vu par la face dorsale ; les mésentères suspenseurs sont rabattus à droite et à gauche, pour montrer les lacunes longitudinales et leurs anastomoses. × 2.

4. Coupe transverse de la glande ovoïde d'*Asterias rubens*, fixée au sublimé : *a*, pédicule d'attache sur la paroi du sinus axial ; *c*, épithélium externe ; *e*, axe conjonctif de la glande. × 59.

5. Un lobe de la glande ovoïde, *Asterias glacialis*, coupe transverse fixée et colorée par le procédé de Flemming : *a*, cellule interne (amibocyte) à noyau normal ; *b*, cellules à noyau en chromatolyse ; *c*, revêtement épithélial (il n'a été figuré que sur une partie du lobe). × 1180.

6. Un lobe de la glande ovoïde, *Asterias rubens*, fixée au sublimé et débitée en coupes transverses, trois jours après injection de carminate d'ammoniaque dans le sinus axial : *a*, cellule interne à noyau normal ayant éliminé le carminate ; *b*, cellule très chargée de carminate et correspondant sans doute

aux cellules *b* de la figure 5 ; *c*, épithélium externe ayant également éliminé le carminate ; *d*, liquide lacunaire coagulé par le sublimé ; *e*, axe conjonctif. × 1180.

7. Schéma de l'appareil lacunaire et des cavités périlacunaires chez une Astérie ; les flèches indiquent le sens de la progression du liquide lacunaire : *a*, lacunes longitudinales des cœcums radiaux ; *b*, pentagone stomacal formé par la réunion des lacunes absorbantes ; *c*, cordons lacuno-lymphoïdes reliant le pentagone stomacal à la glande ovoïde ; *d*, glande ovoïde ; *e*, prolongement terminal de la glande ovoïde, enfermé dans une cavité close ; *f*, sinus axial ; *g*, orifice de communication entre le sinus axial et le tube aquifère ; *h*, anneau oral ; *i*, branche interradiale faisant communiquer l'anneau périlacunaire oral avec la cavité intra-tégumentaire ; *k*, lacune radiale enfermée dans le sinus périlacunaire radial ; *l*, sinus marginal ; *n*, branches faisant communiquer le sinus marginal avec la cavité intra-tégumentaire ; *o*, anneau aboral ; *p*, organe génital entouré d'un sinus périgénital et recevant la lacune génitale.

8. Coupe transverse, semi-schématique, d'un bras d'Astérie, près de son attache au disque, passant par une paire d'ambulacres : *a*, lacunes longitudinales du cœcum radial ; *ar*, canal ambulacraire radial ; *b*, tubule branchia ; *c*, cœcum radial ; *ca*, cœlome aboral ; *co*, cœlome oral ; *k*, cordon nerveux radial, sus-jacent au sinus radial ; *l*, sinus marginal ; *m*, muscle longitudinal du bras ; *n*, communication entre le sinus marginal et la cavité intra-tégumentaire ; *p*, sinus périgénital entourant l'organe génital ; *t*, cavité intra-tégumentaire.

9. Cellules péritonéales vues à plat, *Asterias glacialis*, sur le vivant, six jours après injection cœlomique de carminate d'ammoniaque. Les cellules renferment de petits grains colorés par le carminate.

10. Amibocytes du liquide cœlomique, *Asterias rubens* jeune, fixé à l'alcool 90° ; le groupe des globules *a*, *b*, *c*, *d*, a été dessiné tel qu'il se présentait dans une coupe, pour montrer la fréquence des divisions directes : *a*, amibocyte normal ; *b*, amibocytes à deux noyaux ; *c*, amibocyte à deux noyaux ayant phagocyté un vieil amibocyte en chromatolyse ; *d*, amibocyte à trois noyaux ; *e*, début d'une division directe. × 1180.

TABLE DES MATIÈRES

Pages

Amibocytes 234
Appareil lacunaire 235
Système des cavités périlacunaires et des cavités intra-tégumentaires 244
Excrétion 248
Phagocytose éliminatrice 254
Conclusions 256
Ouvrages cités 257
Explication de la planche 258

SUR

LE GENRE CHAETODERMA

PAR

A. KOWALEVSKY

J'ai exploré en automne 1900, de concert avec M. K. Milachewitch, directeur du lycée de Sébastopol, les îles des Princes, situées dans la mer de Marmara. Notre but était de recueillir, d'une part, des matériaux zoologiques destinés à fournir des données plus complètes sur la faune de cette localité si voisine de notre station biologique de Sébastopol et, d'autre part, des matériaux pouvant nous donner l'occasion de faire des recherches spéciales. M. Milachewitch s'occupa plus spécialement de Gastéropodes et Lamellibranches ; je voulais surtout me rendre compte de la distribution des genres *Pseudovermis* et *Hedyle*. Nous fîmes donc, aux environs de l'île qu'on appelle Prinkipo, beaucoup de dragages, à une profondeur variant de 6 à 8 jusqu'à 60 et 80 mètres, c'est-à-dire presque toujours dans la zone littorale. Nous fûmes assez heureux dans nos recherches; nous trouvâmes beaucoup d'invertébrés méditerranéens, mes vieilles connaissances du golfe de Naples et même d'Algérie, comme les énormes *Gerardia*, les *Megerlea*, et des formes intéressantes comme la *Rhodope Veranii* de Kölliker.

En étudiant les habitants de la vase prise à une profondeur de 60 à 80 mètres, nous avons trouvé de magnifiques *Balanoglossus Talaboti*, d'assez grandes dimensions, et de petits vers, blancs et luisants, que je reconnus être des *Chaetoderma*, après une étude plus

attentive. J'ai trouvé aussi, et dans les mêmes conditions, une toute petite *Neomenia*, mais malheureusement je l'ai perdue plus tard, sans avoir eu l'occasion de l'examiner de plus près.

Un examen rapide montra qu'en ce qui concerne les *Chaetoderma*, nous avions affaire à deux espèces qui, d'après leur aspect général et d'après les organes externes, différaient considérablement l'une de l'autre. L'une (fig. 1) était plus courte, avait une tête élargie et distincte du tronc ; la région située entre le tronc et la queue était assez large. L'autre espèce (fig. 21) avait la tête moins nettement délimitée, et sa région postérieure, l'abdomen, disposée entre le tronc et la région branchiale, était très effilée Outre ces différences extérieures, on voyait dans la tête de la première une série d'organes, parmi lesquels la *radula* (*r*) et les *mandibules* (*m*), qui la différenciaient très nettement de l'autre espèce pourvue dans cette région d'un appareil en forme de deux crochets (fig. 21 *d*) ou dents. Les écailles qui couvraient le corps de ces animaux étaient aussi passablement différentes, comme on peut s'en convaincre par l'inspection des figures 3 et 23, dessinées au même grossissement. Chez l'une, la *Ch. radulifera*, les écailles sont plus petites, arrondies à leur base, et très pointues en avant ; chez l'autre (fig. 23), elles possèdent une encoche à leur base et une sorte de crête le long de toute la partie dorsale. Au milieu de leur longueur, elles sont un peu rétrécies, ce qui leur donne la forme d'un poignard. Ces caractères extérieurs, très faciles à voir, même à l'aide d'un faible grossissement, démontrèrent tout de suite que nous avions affaire à deux espèces. La *radula*, bien développée de la première espèce distingue celle-ci de toutes les *Chaetoderma* décrites jusqu'à présent ; on sait, en effet, que ces dernières ne possèdent qu'un rudiment de cet organe, ayant la forme d'une dent impaire. L'autre espèce ressemblait plutôt à la *Chaetoderma productum*, de A. Wirén, mais les deux crochets ou dents, visibles même avec un faible grossissement, laissaient supposer l'existence de quelques différences entre ces deux formes.

Nous verrons plus loin, à la description détaillée de ces deux corps,

que ce ne sont pas de vrais crochets et que la question de savoir quelle est la place à assigner à cette seconde espèce est assez compliquée. Il est même difficile pour le moment de savoir si j'ai eu affaire à une jeune *Chaetoderma productum* ou *Ch. nitidulum*, ou bien à une espèce différente et nouvelle. J'aime mieux laisser cette question en suspens jusqu'à plus ample informé.

On pourrait peut-être identifier la première espèce, caractérisée par la présence de la *radula*, avec la *Ch. militare* de Selenka (**1**), puisque c'est la seule espèce pour laquelle on ait mentionné une « radula » formée « de dents » ; mais Selenka dit en même temps : « I am able to affirm, that the specimen of the Challenger Expedition does not structurally differ in any *essential* point from the *Chaetoderma nitidulum* Lovén from the North sea » ; mais immédiatement après il dit que l'animal est hermaphrodite et que la *radula* possède des dents. Wirén (**2**) explique ces contradictions en supposant que Selenka s'est laissé guider dans son affirmation au sujet de la *radula* par la description de Graff (**3**) qui admettait l'existence de *trois* dents.

En tous les cas, l'assertion de Selenka sur l'existence d'une *radula* formée par plusieurs dents resta unique dans l'histoire de ces animaux. Dans les descriptions plus récentes, comme celles de Wirén et dans le classique traité der Simroth (**4**), elle est regardée comme douteuse. La découverte d'une vraie *radula* que nous allons décrire bientôt en détail fait supposer pourtant que Selenka aurait bien pu voir une « radula » chez son *Ch. militare* qui, d'après la figure générale qu'il en donne, ressemblerait plutôt à notre espèce qu'au *Ch. nitidulum* ; mais comme l'espèce que nous allons décrire diffère considérablement de la *Ch. nitidulum* et comme elle provient d'une localité très éloignée, je me crois en droit de la regarder comme une espèce nouvelle. Je la nommerai donc *Chaetoderma radulifera*, pour rappeler que c'est la première espèce de ce genre chez laquelle une vraie *radula* a été découverte.

Le *Ch. militare* provient des environs de l'archipel malais et

d'une profondeur de 375 brasses. Notre espèce habite la mer de Marmara à une profondeur de 35 ou 40 brasses[1], ces conditions parlent déjà contre une identification de ces deux formes, et malgré la description insuffisante de la *Ch. militare*, je me crois justifié d'agir comme je le fais.

Description du Chaetoderma radulifera, n. sp.

Les *Chaetoderma radulifera*, que je vais décrire maintenant d'une façon plus détaillée, se trouvaient dans la vase que je me procurais avec une drague par 35 à 40 brasses de profondeur. Ces animaux étaient assez rares, aussi n'en ai-je pu avoir plus d'une quinzaine d'exemplaires dont plusieurs furent perdus pendant la conservation et la fixation.

Je n'ai donc eu à ma disposition qu'un nombre très restreint pour les études anatomiques, et je suis bien loin de pouvoir en donner une description complète. Les pages qui vont suivre ne doivent être considérées par conséquent que comme une contribution à l'anatomie de ces formes si intéressantes pour les zoologistes à cause de leur position encore incertaine dans la classification zoologique.

Les *Chaetoderma* vivaient assez mal dans mes cristallisoires[2], et j'en ai perdu plusieurs en essayant de les faire vivre dans de la vase ; je crois pourtant avoir remarqué qu'ils pouvaient se déplacer et qu'ils se tenaient toujours au fond du cristallisoire. J'ai observé aussi à la surface de la vase des traces qui indiquaient qu'ils s'étaient déplacés. Lorsqu'ils sont vivants, le corps est étendu en ligne droite.

La figure 1 est faite d'après un très petit exemplaire conservé dans l'alcool. Sur le vivant, la tête paraît plus grande ; sur une coupe longi-

[1] M. le Professeur A. Ostroumoff a eu un *Chaetoderma* de la mer de Marmara qu'il a pêché à la profondeur de 200 brasses et qu'il a déterminé comme *Ch. productum* Wirén.

[2] La cause de leur mortalité doit être attribuée, je crois, au fait que l'eau de la mer de Marmara a une salure différente au fond et à la surface ; à la profondeur de 30 brasses, elle a 3,8 o/o de sel, à la superficie 2,2 o/o.

tudinale (fig. 4), la forme de la tête me paraît plus exactement représentée.

Souvent, la tête rappelle un peu comme forme, les aviculaires de Bryozoaires non complètement développés (fig. 5).

Le corps est couvert, comme chez les autres *Chaetoderma*, de spicules — il me semble plus correct de dire : d'écailles — transparents et incolores dont la forme diffère d'après les régions. A l'extrémité antérieure, en effet, ils sont presque ronds ; à l'extrémité postérieure, ce sont de longs spicules fusiformes qui entourent et défendent les branchies. La fig. 3 montre la forme la plus caractéristique des écailles du tronc ou thorax ; dans cette région, la portion distale est pointue et la proximale arrondie.

En outre, elles possèdent du côté distal, une crête qui les divise en deux moitiés égales et symétriques ; cette crête se prolonge jusqu'au milieu de l'écaille et n'atteint jamais son extrémité postérieure qui est toujours arrondie, sauf dans quelques cas bien rares où l'on observe une petite échancrure (fig. 3, *d*).

Si l'on compare ces écailles avec celles de la seconde espèce (fig. 23) que j'ai mentionné, plus haut, on voit quelle grande différence existe entre les deux formations. C'est cette différence dans les spicules qui m'indiqua pour la première fois que je possédais deux espèces.

De l'extrémité postérieure du corps, et surtout du collier plus épais que forme la cuticule dans cet endroit (fig. 4, *i*), partent de longs spicules fusiformes, qui sont si caractéristiques pour les *Chaetoderma* ; ces formations entourent, à l'extrémité postérieure du corps, l'espace sur lequel ont été implantées les branchies. Les spicules servent donc à garantir ces organes des attouchements brusques qui pourraient les blesser ; chez tous les animaux, ces organes importants et délicats sont toujours protégés par des dispositions adaptatives diverses.

Le professeur A. Wirén a établi que les *Chaetoderma* se tiennent la tête enfoncée dans la vase d'où elles puisent leur nourriture et que

leur extrémité postérieure, qui porte les branchies, est maintenue, pour accomplir sa fonction respiratoire, au-dessus de la vase, dans l'eau claire. Ce fait explique aussi la présence d'un ganglion nerveux postérieur et d'un organe sensitif dans le voisinage des branchies, ganglion qui est très développé chez tous les Chaetodermes.

La structure interne des écailles a été déjà décrite. Elles sont formées de chitine ou conchioline imprégnée de chaux comme les coquilles de presque tous les mollusques. Chaque écaille est sécrétée par une cellule épithéliale qui conserve toujours un noyau très distinct. A ce point de vue, les écailles de *Ch. radulifera* ne diffèrent en rien des formations correspondantes des autres *Chaetoderma*.

En ce qui concerne la détermination des différentes parties ou régions du corps, je me proposais d'abord d'adopter la nomenclature proposée par v. Graff et acceptée par A. Wirén, mais comme mes études anatomiques sont encore très incomplètes, je ne puis pas indiquer les limites de ces régions, caractérisées surtout par la disposition de la musculature. Je me bornerai donc à désigner provisoirement les différentes régions avec les termes usuels de tête (*t*), tronc ou thorax (*tr.*) queue ou abdomen (*q*), et région branchiale (*rb*), sauf à les changer plus tard.

Appareil digestif

L'appareil digestif des *Chaetoderma* est déjà assez bien connu ; le petit nombre d'exemplaires que j'ai eu à ma disposition et leur conservation défectueuse ne me permettent pas d'en donner une description complète ; je me propose uniquement de noter les différences que présente le *Ch. radulifera* avec la forme décrite par le professeur Wirén.

L'orifice buccal se trouve à l'extrémité antérieure, sous un petit bourrelet formant en avant le point le plus saillant du corps. Ce bourrelet contient un organe des sens déjà mentionné (fig. 16, *os*).

L'orifice buccal, sur les exemplaires conservés, est entouré par

deux larges lèvres (*b*, fig. 1) qui rappellent si bien les lèvres de l'homme pendant le sourire, que j'eus d'abord l'idée de donner à mes petits *Chaetoderma* le nom spécifique de « souriant ». L'orifice, ou mieux, la fente buccale conduit dans la cavité buccale (fig. 4 *bc*) qui est assez large, et du fond de laquelle, du côté ventral, s'élève un bourrelet (fig. 4 *ms*) renfermant une série d'organes, qui ont des rapports étroits avec la *radula*; ce bourrelet remplit toute la cavité buccale, laissant seulement un passage très étroit qui conduit dans l'œsophage (*œ*). Dans ce canal étroit qui réunit la cavité buccale avec l'œsophage, et qui est dévié vers la face dorsale, est disposée la *radula*; le bourrelet sur lequel elle est placée correspond au pharynx des autres mollusques. En comparant la coupe longitudinale de la tête de notre *Chaetoderma* avec celle de *Ch. nitidulum* représentée par Wirén sur la pl. I, fig. 1 de son mémoire, nous voyons que, chez cette dernière, le bourrelet ventral de la cavité buccale (Mundschild de Wirén) est très peu développé, ce qui s'explique, étant donné le peu de développement de la *radula* chez l'espèce qu'il décrit. Chez cette espèce, en effet, la *radula* est représentée seulement par une dent, et les organes qui l'accompagnent sont extrêmement réduits. Chez notre espèce, au contraire, la *radula* est très compliquée; elle doit, par conséquence, avoir des organes correspondant à ceux qui composent ordinairement les pharynx, porteurs de *radula*, chez les autres mollusques.

L'œsophage conduit dans une portion de l'intestin que je nommerai provisoirement estomac (fig. 4 *es*) se continuant par une région (*in*) qui est la glande de l'intestin médian « Mitteldarmdrüse » des Allemands ou le foie. Le tube digestif se termine par l'intestin terminal qui se prolonge jusqu'au cloaque ou région branchiale (*rb*).

Les organes que j'ai mieux pu étudier sont ceux qui sont réunis à la *radula*. Je vais donc essayer de les décrire avec quelques détails quoique mes préparations soient bien insuffisantes.

En étudiant l'animal entier sous un faible grossissement et un peu comprimé sur le côté (fig. 1), on voit dans la tête plusieurs organes.

Les premiers qui frappent sont deux corps coniques, très brillants, ayant l'apparence de petits cristaux (*md*) et qui sont disposés de la manière suivante : Leur base, plus large, est dirigée vers la partie dorsale, en avant, mais ils s'amincissent vers l'arrière où ils se terminent sur une sorte de plaque à contours non nettement limités ; entre ces corps (*md*) et la face dorsale, on voit très nettement une série de crochets (*r*) qui constituent la *radula*. La fig. 2 représente ces mêmes organes à un plus fort grossissement, d'après un *Chaetoderma* que je conserve dans la glycérine ; les deux principaux organes de l'appareil buccal, visibles avec une extrême netteté, sont les *mandibules* (*md*) et la *radula* (*r*).

Ce n'est qu'après beaucoup de tâtonnements que je suis arrivé à déterminer la véritable nature des premières ; je ne pouvais me résoudre d'abord à les ranger parmi les organes déjà connus, et je croyais avoir à faire ici à quelque chose de particulier. Mon indécision était due d'une part à la composition chimique de ces mandibules, et d'autre part à la position qu'elles prenaient par rapport à la *radula*, dans la plupart des préparations ou l'animal était comprimé sur les flancs.

Au point de vue chimique ce sont des formations minérales, calcaires, qui se dissolvent dans les acides, mais en laissant cependant comme résidu une partie (fig. 8, *md*) chitineuse, de structure lamellaire Leurs rapports avec les autres organes ne se voyaient pas nettement. Je voyais bien qu'ils étaient disposés de chaque côté de la *radula*, mais il n'était pas possible de discerner quelles étaient leurs relations avec cette dernière. Mon embarras dura jusqu'au jour où j'observais un *Chaetoderma* qui n'était pas comprimé entre les lamelles, chez lequel les organes avaient conservé leur position naturelle. L'animal était peut-être un peu macéré et tout son appareil buccal était retiré à l'intérieur, dans le thorax ou tronc. Je traitais la préparation avec une solution à 1 % d'acide chlorhydrique dans l'alcool à 70°, et quand toutes les parties calcaires furent dissoutes, je déchirais à l'aide d'aiguilles bien fines les parois du corps. Je pus ainsi extraire

l'organe représenté sur la fig. 6, préalablement coloré par l'hæmatoxyline pour le rendre plus visible. Cette même préparation, représentée de profil sur la fig. 7, permet de constater sans aucun doute que les parties *md* et *md'* des deux figures sont des organes correspondants. Cette préparation démonstrative m'a aidé à comprendre les rapports des éléments qui constituent l'appareil buccal de notre *Chaetoderma* ; je vais donc maintenant le décrire.

Sur la figure 6 est représentée une préparation traitée d'abord par l'acide chlorhydrique et ensuite par la potasse à 10 ° ₀; les parties calcaires et les tissus mous ont donc été dissous, les plaques chitineuses restant seules. Les lettres *md* désignent les mandibules vues d'en haut ; leurs forme rappelle les valves d'une Pholade. Elles sont formées par une substance lamellaire d'aspect chitineux ; les portions antérieures sont larges, tandis que les extrémités postérieures sont pointues vers l'arrière.

Lorsqu'on examine la préparation de profil, on a sous les yeux quelque chose de très différent (fig. 7). La portion antérieure *md* prend maintenant un aspect que nous avons déjà constaté sur les individus entiers, et la portion postérieure est formée par une plaque mince composée de cercles concentriques ; cette plaque recouvre la *radula (r)* qui se montre aussi de profil.

Les parties principales qui composent l'appareil buccal sont donc : les mandibules et la *radula*, parties qu'on trouve si répandues chez beaucoup de mollusques gasteropodes et principalement chez les Eolidiens ; comme chez ces derniers, les mandibules servent de points d'attache au nombreux muscles qui sont nécessaires au mouvement des dents de la *radula*. Si l'on examine en effet les coupes longitudinales et transversales de cette région, on voit aux endroits correspondants un grand nombre de muscles. Sur les figures des coupes longitudinales, on voit que presque tout l'espace situé au-dessous de la *radula* (fig. 4 *m*) est occupé par les faisceaux musculaires. Sur la coupe transversale (fig. 13 *m*), on voit, de même entre les restes de deux mandibules *md*, des faisceaux de muscles *m*.

La même chose peut se constater sur les préparations de *Pseudovermis*, où tout l'espace compris entre les mandibules est occupé par des faisceaux des muscles, qui vont d'une mandibule à l'autre, tout en donnant aussi des fibres dans d'autres directions.

Je vais insister encore sur la *radula* et les organes qui s'y rapportent, car c'est cette région qui m'a fourni les principaux résultats de cette étude sur la *Chaetoderma radulifera*.

Nous avons déjà parlé des mandibules; il me reste peu de choses à ajouter. Dans mes premières préparations, les relations de celles-ci avec la *radula* sont celles que j'ai reproduites sur la figure 8. On peut constater que les deux corps coniques *md*, avec leur base élargie en forme de plaque *md*, flanquent de chaque côté la *radula r*. Cette dernière est composée de plusieurs rangées de très grandes dents, dont les antérieures s'entrecroisent comme les doigts des deux mains quand elles sont réunies pour la prière.

Sur la figure 9, nous avons représenté la *radula* à un plus fort grossissement ; elle est formée par neuf rangées, chaque rangée étant constituée par cinq parties chitineuses distribuées de la façon suivante : une médiane, que je nommerai plaque centrale *pc*, de deux latérales, les plaques latérales *pl*, et de deux dents *d*, une de chaque côté ; donc dans chaque rangée cinq pièces en tout. Les plaques centrales forment une série médiane, et à elle, de chaque côté, s'ajoutent les plaques latérales *pl* ; les figures montrent leurs formes mieux qu'une description ne saurait le faire. Dans les plaques latérales sont insérées par leurs bases les dents ou crochets de la *radula* (fig. 9 *d* et fig. 10 *d*). Les dents ont une structure assez compliquée ; elles sont au nombre de neuf paires, dont les sept premières ou antérieures sont du même type, mais les deux dernières paraissent différentes sous certains rapports.

Les dents des sept premières paires sont mieux indiquées sur les figures 6 et 10; ce sont des crochets recourbés vers l'intérieur et implantés par leurs bases dans les plaques latérales (*pl*). Leurs extrémités (*bd*) antérieures sont colorées en jaune foncé ou brun, comme

c'est le cas pour tous les endroits où la chitine est déposée en couches plus épaisses; le long de la ligne médiane et interne, s'observe une dentelure en forme de dents de peigne (fig. 9 et 10 *d*). La direction des dents paraît être différente dans les diverses rangées; les cinq premières paires paraissent être dirigées en avant (fig. 8 et 9), les autres paires en arrière; mais il est possible que cela soit dû à un accident de préparation.

Les deux paires postérieures de dents diffèrent considérablement des autres; la huitième paire (*d'*) ne montre pas à son extrémité antérieure la couleur brune qui est si caractéristique pour les dents de cette *Chaetoderma :* les dents de la neuvième paire sont plus pointues, sans dentelures fines du coté interne. Elles forment une sorte de plaque terminale qui clôt tout cet appareil.

La situation de la *radula* est bien visible sur les coupes longitudinales de la tête reproduites sur les fig. 5 et 11. Elle est placée dans l'étroit passage qui réunit la cavité buccale proprement dite (*bc*, fig. 4) avec l'œsophage (*œ*.) Elle est portée par un bourrelet qui forme le fond de la cavité buccale et qui, comme position, rappelle la disposition de la langue dans notre bouche. Ce bourrelet a une structure très complexe; il contient tous les éléments de support de la *radula* et les moyens pour assurer la fonction de tous ces éléments. Dans sa composition entre, en effet, outre l'épithélium qui tapisse la cavité buccale (fig. 4, 5 et 11), les mandibules, les faisceaux des muscles (*m*), le tissu chondroïde (*ch*) et le cartilage (*ct*) qui forment des supports immédiats de la *radula*. Il s'y trouve encore une lamelle (*l*) qui se colore d'une manière très intense par la safranine, et que je regardais d'abord comme une formation spéciale servant de base d'insertion pour les muscles. Il me semble maintenant que c'est une coupe de la portion élargie de la mandibule (*md'*) sur laquelle doivent s'insérer aussi des faisceaux musculaires. Des mandibules (*md*), nous avons déjà parlé, les faisceaux de muscles furent mentionnés aussi; ils forment la masse principale du bourrelet (fig. 4 et 11 *m*), et on les voit sur les coupes longitudinales

formés par des groupes de 8 à 10 fibres qui, vers leurs insertions (fig. 4 et 11) se divisent en sortes de filaments qui s'insèrent sur les mandibules (fig. 5 *m*) ou à la lamelle représentée en noir sur la fig. 11.

Ces mêmes muscles sont représentés sur les coupes transversales (fig. 11 et 12); sur ces coupes on voit qu'ils vont d'une mandibule (*md*) à l'autre et les réunissent. Cela rappelle, jusqu'à un certain point, les muscles situés entre les mandibules de *Pseudovermis* (**6**), où l'espace entre les deux mandibules est rempli de faisceaux musculaires, seulement chez *Pseudovermis* ils sont disposés différemment, étant plus concentrés et s'étendant dans des directions plus variées.

Le cartilage (*ct*) est disposé immédiatement sous la *radula* (fig. 4, 5, *ct.*) et est formé par de grandes cellules claires, avec un noyau très distinct. Il est simple, du moins il apparaît tel, sur les coupes transversales (fig. 12 et 13, *ct.*) qui montrent très bien sa structure.

Un groupe bizarre de cellules (*ch*) paraît être inséré entre les mandibules et les cartilages. Je le nommerai, jusqu'à nouvel ordre, tissu chondroïde (*ch*).

Le complexe d'organes réunis autour de la *radula* peut être comparé au pharynx des Gasteropodes, mais ce dernier paraît être toujours très bien limité, formant une masse tout à fait isolée, ce qui n'est pas le cas chez notre *Chaetoderma*.

Il n'y a donc pas de ressemblance entre l'appareil radulaire du *Chaetoderma radulifera* et celui *Ch. nitidulum*, tel qu'il a été figuré et décrit par les auteurs qui se sont occupés de cette espèce, notamment par A. Wirén. J'ai eu cependant l'occasion de faire quelques observations sur cette dernière espèce aussi, et nous verrons plus tard qu'une comparaison entre les deux types est peut-être possible.

Du bourrelet, qui se trouve sur le fond de la cavité buccale, dépend un petit mamelon qui se dirige vers l'orifice buccal (fig. 4, *ms*). Ce bourrelet paraît correspondre au « Mundschild » de Wirén (Pl. II, *Ms*), mais il est ici moins développé.

Sur la coupe longitudinale que nous avons reproduite sur les fig. 4 et 11, on voit l'œsophage se continuer par une région que nous appelons estomac (*es*), région à laquelle fait suite une glande *in* qui correspond au foie ou « Mitteldarmdrüse » de Wirén (Pl. IV fig. 12 *Md.d*).

Cette glande diffère de celle décrite par A. Wirén pour le *Ch. nitidulum* par ses dimensions ainsi que par sa structure. Elle est très courte, à peine aussi longue que l'estomac, possède une cavité centrale très spacieuse et seulement une sorte de cellules, correspondant aux « Körnerzellen » de Wirén. Je n'ai pas trouvé l'autre sorte de cellules que le savant suédois nomme « Keulenzellen » et qui sont si bien visibles chez l'autre espèce de Chaetodermes de la mer de Marmara. L'estomac, le foie ainsi que la glande génitale forment les organes intérieurs du tronc ou thorax ; ils sont plus concentrés que chez les autres *Chaetoderma*.

L'intestin commence par des sortes de replis représentés sur les figures 17, 18 et 19 et qui finissent par former le tube *f''* qui est l'intestin. Il passe entre le foie et la glande génitale, se dirige vers l'un des côtés du corps, comme cela se voit aussi sur les dessins du mémoire de Wirén (**2**. Pl. III, fig. 11 et 12) et passe dans l'abdomen où il se dirige ver la région branchiale ou cloacale.

La portion postérieure du canal intestinal n'a pas été étudiée avec assez de précision. Dans cette région on voit des corpuscules arrondis qui sont des restes de nourriture, formés d'éléments, que l'on trouve dans la vase et entre autres de petits cristaux transparents comme des grains de sable. Sur une coupe voisine de l'extrémité postérieure (fig. 14), passant au niveau désigné par *c'*, sur la figure 4, on ne rencontre plus l'intestin, mais le péricarde *pr*, le cœur *co* et les branchies *br*, dans leur cavité branchiale ; donc le canal intestinal doit se terminer plus haut.

Sur des coupes encore plus postérieures (fig. 15) qui dépassent les branchies, on voit la fente ou invagination dorsale (*od*) considérée comme organe de sens très caractéristique pour les *Chaetoderma*;

La partie dorsale du thorax, sur la figure 4, est occupée par la glande génitale *glg* dans laquelle je trouvais des éléments mâles ou femelles suivant le sexe.

Je possède si peu d'observations sur les autres organes que je préfère ne pas en parler.

Du système nerveux je cite les deux ganglions céphaliques (fig. 4, *gn* et *g'*) ainsi que le ganglion postérieur qui est reproduit sur la figure 14 et est désigné par les lettres *gn*. En ce qui concerne les organes des sens, je trouve sur l'extrémité antérieure de la tête un amas de cellules (*os*) supperposé au cerveau ou ganglion céphalique (fig. 4 *gn* et fig. 16 *os*) immédiatement au-dessus de l'orifice buccal, amas que je regarde comme un organe de sens, peut-être un organe tactile.

Des organes génitaux, je n'ai vu que la grande glande génitale (fig. 4 *glg*) dont les éléments étaient peu discernables. J'y ai cru voir des spermatozoïdes en voie de formation, mais je n'en suis pas sûr. Sur les coupes transversales de cette région, j'ai vu la même chose. Je suis certain cependant qu'il s'agit bien d'une glande génitale.

∴

J'ai déjà mentionné que j'ai trouvé encore une *Chaetoderma* aux environs de l'île Prinkipo, dans la même localité que le *Ch. radulifera*. Cette seconde espèce m'a paru ressembler au *Ch. productum* ou *nitidulum* des mers du nord, mais présente de telles différences dans la structure de la *radula* que, pour le moment, je ne puis me résoudre de l'identifier avec les espèces sus-nommées.

Sur la fig. 21 est reproduite cette espèce d'après un individu conservé dans la glycérine ; on voit sa grosse tête et quelque chose comme deux crochets (*d*) à l'intérieur. Les spicules ou écailles (fig. 23) diffèrent considérablement aussi bien de ceux du *Ch. radulifera* que de ceux du *Ch. productum* tels qu'ils sont figurés par A. Wirén sur la pl. I, de son mémoire. J'ai du reste eu l'occasion de voir moi-même ces spicules sur un exemplaire conservé au musée zoologique de Saint-Pétersbourg et provenant de Copenhague.

J'ai fait plusieurs coupes de cette *Chaetoderma* dans différentes directions et j'ai vu que cette espèce se rapproche du *Ch. productum* et *Ch. nitidulum* par la structure générale de sa *radula*. Pourtant l'organisation même de la *radula* présente certaines différences, et voici ce que j'ai observé à ce sujet. Nous avons mentionné déjà les deux crochets de la *radula* ; en les étudiant à un très fort grossissement, j'ai vu que ce que je prenais pour deux crochets, étaient deux formations tout à fait différentes (fig. 24). En effet, d'un côté se trouvait la dent unique des *Chaetoderma* (*dt*) et de l'autre un corps bizarre en forme d'anneau (fig. 24. *ab*) entourant l'orifice par lequel la dent unique peut être projetée au dehors. Cet anneau est formé de deux moitiés qui rappellent comme forme les deux mors de la pince à retirer les clous et, comme pour la pince, les deux mors ne s'entrecroisent pas. Chaque moitié est aussi constituée par deux portions, une (*a*) en demi-cercle se prolongeant vers le bas, l'autre (*b*), pointue, rentrant vers l'intérieur dans une portion correspondante de l'autre moitié. Ces deux pièces se joignent aussi vers le haut, et sur la figure dont il est question, elles paraissent seulement se toucher; sur les autres figures (25 et 26) cependant on voit très bien que l'extrémité de la moitié gauche (*a'*) s'enfonce dans une échancrure de la moitié droite (fig. 26 *a*). On peut s'en rendre compte aussi sur la figures 25. Le dessin reproduit sur la figure 24 est fait d'après une préparation conservée dans le baume de Canada ; je tiens cette préparation à la disposition de tous ceux qui la désirent. Les deux portions de cet appareil sont très faciles à voir, aussi ne peut-il exister le moindre doute sur leur existence et leurs rapports réciproques. La branche *b* et la portion extérieure de la dent *dt* sont colorées en brun assez intense. Comme ce sont des corps assez petits, ils apparaissent avec les faibles grossissements comme deux crochets dirigés l'un vers l'autre, tandis qu'en réalité, ce sont des formations toutes différentes. Ce sont ces deux parties qui sont les plus faciles à voir: les autres portions de l'appareil radulaire sont plus difficiles à observer.

Pour voir les relations de ces parties, j'ai traité tout cet appareil radulaire par la méthode qu'on emploie généralement pour la préparation de la *radula*. Les parties calcaires furent dissoutes à l'aide d'acide acétique et le reste traité par la potasse à 10 % à chaud.

Une préparation ainsi faite est représentée sur la figure 25; *dt*, désigne la dent principale; *a* et *b* les deux parties du cercle qui entoure l'ouverture ou l'orifice par lequel la dent peut sortir de sa gaine. Il est intéressant de constater sur cette préparation que les parties *b* ne sont pas libres, mais maintenues par une sorte d'épaississement chitineux (*c*). Des deux côtés de la dent principale (*dt*) on voit encore quatre dents plus petites (*dd* et *d'd'*); deux plus internes (*dd*) et deux plus externes (*d'd'*); leurs pointes antérieures sont dirigées en avant, vers la cavité buccale. Les pointes (*ee*) des dents extérieures (*d'd'*) paraissent se trouver à l'extérieur du cercle *a*, tandis que les pointes de dents intérieures (*dd*) paraissent à l'intérieur du cercle *ff*. Outre ces dents on voit encore deux petits crochets (*gg*), symétriquement disposés, qui sont très nets sur des préparations colorées à la safranine, car ils se colorent en rouge. De plus on voit encore une sorte de ruban (*r*) qui passe à travers le cercle *ab* et qui paraît entourer aussi les pointes *e*, c'est-à-dire les pointes des dents extérieures *d'd'*; immédiatement au-dessous de ce ruban et au milieu se trouve une petite dent impaire.

Sur une préparation faite simplement à la glycérine (fig. 26), après la dissolution des parties calcaires par l'acide acétique, je suis arrivé à voir à peu près les mêmes parties que j'avais déjà vues sur la préparation traitée par la potasse. Les petites dents (*d'*) et (*d'*) étaient encore plus nettement visibles, surtout leurs bases. Leur structure rappelle la structure de la dent médiane (*dt*). On voyait aussi, sur cette préparation, le ruban transversal (*r*), ainsi que plusieurs petites dents en forme de pointes.

Si l'on essaye de comparer l'appareil radulaire tel qu'il est représenté sur la fig. 25, avec la *radula* vraie de *Chaetoderma radulifera*, formée par cinq formations chitineuses dans chaque rangée, on

remarque que ces rangées peuvent être retrouvées aussi chez le petit *Chaetoderma* qui nous occupe. En effet, la grande dent (*dt*) et les quatre petites (*dd d'd'*) forment une série de cinq dents, de sorte que nous retrouvons une rangée sans la moindre difficulté. Mais outre ces dents il y a encore la dent impaire, au-dessus du ruban transversal, et les deux dents *gg*, de sorte qu'on aurait une seconde rangée de trois à laquelle, peu-être, on pourait ajouter les pointes *ff*, ce qui complèterait le nombre cinq pour la seconde série aussi.

Ensuite nous avons encore les deux moitiés du cercle *ab* dont les homologies sont incertaines. Sont-ce des dents transformées ou bien les deux moitiés des mandibules?

Enfin, quelle que soit la façon de considérer ces différentes dents et crochets, il est indubitable que les restes de la *radula* chez ce petit *Chaetoderma* sont beaucoup plus compliqués que l'appareil décrit chez les autres *Chaetoderma*. Comme on pourait supposer que les auteurs qui ont étudié les *Chaetoderma* avaient leur attention attirée plutôt par la description générale des animaux et qu'ils avaient négligé les détails infimes de la *radula*, j'ai cherché à me procurer les espèces déjà décrites. M. Wirén d'Upsala a eu l'obligeance de m'envoyer une vingtaine de *Ch. nitidulum*, avec lesquels j'ai fait plusieurs préparations destinées à me renseigner sur l'organisation générale ainsi que sur la structure de l'organe qui nous intéresse en ce moment.

J'ai fait des coupes transversales et longitudinales qui me présentèrent à peu près les mêmes aspects que les coupes représentées par Wirén. Mais les préparations traitées par l'acide et puis par la potasse me donnèrent des figures différentes ; j'en reproduis l'une (fig. 27).

On distingue facilement la dent *dt*, et les deux parties chitineuses latérales *md*, puis les petites dents *d* et *d'*, et encore une formation *d''*, qui pourrait être une dent très rudimentaire. Déjà Wirén a décrit l'épaississement cuticulaire situé de chaque côté du sac dans lequel se trouve la *radula* (*l. c.*, p. 43, pl. V, fig. 15), mais il regarde

cet épaississement comme circulaire, tandis que je le trouve plutôt latéral, c'est-à-dire situé à droite et à gauche (fig. 27 *md*).

Cette disposition rappelle à certains égards les mandibules de la *Chaetoderma radulifera* par leur aspect général ; leur portion plus profonde *md'* ressemble à la partie correspondante de cette espèce. Les deux moitiés sont réunies entre elles par une lamelle chitineuse, qui tapisse toutes les parois du sac de la *radula*.

La dent principale, *dt*, ne pénètre pas dans la cavité du sac de la *radula cv*, dont les parois sont limitées par une membrane chitineuse. Sur les parois de cette cavité sont implantées les deux petites dents à crochets *dd*, que Wirén représente aussi, mais les place sur l'épaississement cuticulaire qui entoure le sac de la *radula*, c'est-à-dire sur les extrémités des épaississements cuticulaires latéraux que nous comparons aux mandibules. De sorte que je considère que les trois dents sont placées dans le sac de la *radula*, et que les deux formations cuticulaires *md* sont symétriques et latérales, et ne forment pas un simple anneau chitineux comme pourraient le faire supposer les figures 1, 5 et 6 de la pl. II du mémoire de A. Wirén.

Outre les grands crochets *d*, on trouve encore deux petits corps *d'* qu'on peut interpréter ou bien comme des tendons qui se dirigent vers les crochets *d* ou, peut-être, comme des petites dents tout à fait rudimentaires.

De *Chaetoderma productum*, j'ai eu un exemplaire envoyé par M. le professeur J.-B. Bergh, de Copenhague ; M. N. Knipowitsch m'en a donné deux. Sur les coupes que j'ai fait de ces exemplaires, je n'ai pas trouvé de différences avec les coupes correspondantes de *Ch. nitidulum*. Etant donné le petit nombre d'exemplaires, je n'ai pas fait de préparation à l'aide de la potasse, de sorte que je ne puis pas pour le moment donner des détails sur la *radula* de cette espèce.

Je crois que, se basant sur des différences de structure de la *radula* (fig. 24, 25 et 26) que présente l'espèce de la mer de Marmara avec le *Ch. nitidulum* (fig. 27), on peut affirmer que ces deux formes sont spécifiquement différentes. L'appareil radulaire

présente des différences si marquées qu'il est tout à fait impossible de les identifier ; donc, notre forme n'est pas la *Ch. nitidulum*. Ne serait-ce pas le *Ch. productum*, avec lequel notre espèce a quelque ressemblance extérieure, notamment la longueur et l'amincissement de l'abdomen? Je ne le crois pas, car le professeur A. Wirén déclare que l'identité est presque complète entre l'appareil radulaire du *Ch. productum* et *Ch. nitidulum*.

Dernièrement j'ai fait aussi des préparations à l'aide de la potasse, de l'appareil radulaire d'un *Chaetoderma productum* que me donna M. Knipowitsch et je puis confirmer ce que dit Wirén de la ressemblance de celui-ci avec l'appareil radulaire de *Ch. nitidulum* ; notre *Chaetoderma* ne peut donc être rapporté ni à l'une ni à l'autre espèce.

Les spicules ou les écailles que j'ai eu l'occasion de comparer montrent aussi une différence bien nette.

Nous avons reproduit sur la fig. 23 les écailles moyennes de notre espèce de la mer de Marmara. Je les ai comparées avec les écailles du *Ch. productum* que possède le Musée Zoologique de Saint-Pétersbourg, exemplaire qui provient aussi de Copenhague, et je trouve une différence. Ceux de *Ch. productum* sont très exactement représentés par A. Wirén sur la pl. I, fig. 4, je les ai comparés avec les spicules de l'exemplaire typique et je les trouve identiques. Il en résulte que notre petite espèce de *Chaetoderma* de la mer de Marmara paraît différer aussi de la *Ch. productum*. C'est sans doute une nouvelle espèce, mais je ne la nommerai pas pour le moment parce que j'espère en avoir bientôt des exemplaires vivants, et je compte l'étudier avec plus de détail. Je termine ce mémoire avec l'espérance que j'aurai bientôt l'occasion de m'occuper encore de ce sujet.

P. S. — Pendant l'impression de cet article, j'ai eu l'occasion de faire des préparations de l'appareil radulaire du *Chaetoderma productum* authentique que M. le professeur Bergh m'a envoyé de Copenhague. Sa structure me parut être identique à celle de *Ch.*

nitidulum de Wirén et par conséquent bien différente de celle de notre seconde espèce de la mer de Marmara.

En me rendant à Prinkipo je me suis procuré de nouveau les *Chaetoderma* dont je parle dans cette étude et j'ai pu faire plusieurs observations nouvelles, parmi lesquelles je mentionne la découverte des organes génitaux. En ce qui concerne la *Ch. radulifera*, j'ai pu vérifier l'exactitude de mon interprétation de la glande représentée sur la fig. 4 : c'est bien la glande génitale mâle ou testicule. J'ai pu faire des coupes dans plusieurs *Ch. radulifera* mâles, ce qui me permet de dire que la position de la glande génitale telle qu'elle est représentée sur la fig. 4. est correcte.

J'ai eu aussi des femelles de la *Ch. radulifera*, avec des œufs assez mûrs : les ovaires occupent la même position que les testicules. Les œufs ne sont pas nombreux, c'est à peine si l'on peut en compter une quinzaine, contenant déjà plus ou moins de *vitelus* composé de granules jaunes. L'ovaire est disposé au delà de l'estomac, tout contre le foie et, entre ces deux organes, un peu de côté, passe l'intestin qui se dirige vers l'abdomen.

Chez l'autre espèce de *Chaetoderma* de la mer de Marmara, j'ai trouvé aussi les glandes génitales, testicules et ovaires, mais les deux à l'état à peu près embryonnaire, c'est-à-dire que les œufs étaient tout petits et que les éléments mâles étaient représentés par des toutes petites cellules. Les deux sortes de produits génitaux sont disposés sur des replis du péricarde, dans la partie thoracique du corps, et superposés au foie, deviés en même temps vers l'intestin, comme cela est représenté sur les figures 11 et 12, planche III, du mémoire de Wirén (2).

J'ai eu aussi dernièrement l'occasion de voir le mode de fonctionnement de la *radula*. La bouche s'ouvre très largement, les deux mandibules se placent des deux côtés, formant des sortes de piliers qui tiennent l'orifice buccal énormément distendu : la partie antérieure de la *radula* est alors projetée au dehors et les dents qui s'entrecroisent par leurs extrémités, comme les doigts des deux

mains, quand ils sont placés les uns entre les autres, sont continuellement en mouvement les uns par rapport aux autres; on a l'impression qu'ils cherchent à saisir quelques objets pour les pousser dans la cavité buccale.

Second P. S. — Vers la fin du mois de Juillet, j'ai commencé à trouver des *Chaetoderma* de la seconde espèce de la mer de Marmara, avec des glandes génitales plus développées et presque complètement mûres. Cela démontre que cette forme est fixe et non pas une forme transitoire ou larvaire. A cause de la propriété que cette espèce possède de gonfler énormément la partie ventrale de la tête — ce qui lui forme une sorte de goître, — je lui donne le nom de *Chaetoderma gutturosum*. Je l'ai vu se déplacer dans mes cristallisoires, où il s'enfonçait dans la vase ; le goître, en se distendant, lui donnait des points d'appui pour se contracter et faire ainsi avancer son corps; dans l'espace de cinq à dix minutes, tout le corps du *Chaetoderma* se trouvait enfoncé dans la vase et finalement les branchies seules restaient au dehors.

BIBLIOGRAPHIE

1. Selenka (A.), Gephyrea. *Report on the scientific Results of the voyage of* H.-M. Challenger, *Zool.* p. 23, London 1886.
2. Wirén (Axel), Studien über die Solenogastren. I. Monographie der *Chaetoderma nitidulum* Lovén, p. 7.
3. Graff (L. Y.), Anatomie des *Chaetoderma nitidulum*. *Zeitschrift für Wiss. Zoologie*, Bd. XXVI u. XXVIII.
4. Simroth (Dr H.-G.), Mollusca, p. 133, Aplacophra. *Bronn's Klassen u. Ordnungen des Thier-Reichs*, III. B.
5. Wirén (Ax.), pl. V, fig. 4.
6. Kowalevsky (Al.), Étude anatomique du genre *Pseudovermis*. *Mémoires de l'Académie impériale des Sciences de Saint-Pétersbourg*, 1901, pl. II, fig. 16, 17 et 18.
7. Wirén (A.), Studien über die Solenogastren. II. *Chaetoderma productum*, *Neomenia*, *Proneomenia acuminata*. Mit 10 Tafeln. Vorgelegt der Akademien den 14 Juni 1892. *Köngl. Svenska Vetenkaps-Akademiens Handlingar*, Bd. XXV, N° 6.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE X

Fig. 1. Un petit *Chaetoderma radulifera* dessiné d'après un exemplaire conservé dans l'alcool.

t, tête ; *tr*, tronc ; *q*, abdomen ou queue ; *rb*, région branchiale, entourée de longs spicules ; *b*, bouche entourée de deux lèvres, *md* mandibules, *r*, *radula*. Gross. 114/1.

2. La tête d'un autre exemplaire sur laquelle on voit très nettement les mandibules *md*, et la *radula r*. Gross. 140/1.

3. Spicules du tronc et de l'abdomen. Gross. 460/1.

4. Coupe longitudinale d'un *Ch. radulifera*.

b, bouche ; *bc*, cavité buccale ; *œ*, œsophage ; *es*, estomac ; *f*, foie ; *in*, intestin ; *ct*, cellule du cartillage sous-radulaire ; *m*, muscles ; *ms*, mamelon, buccal (Mundschild de Wiren) ; *gn*, ganglion ; *g'* ganglion sous-buccal ; *br*, branchie ; *c'*, épaississement de la cuticule où sont implantés les longs spicules ; *glg*, glande génitale. Gross. 114/1.

5. Coupe latérale de la tête.

b, bouche ; *md*, mandiblule ; *ch*, cellules chondroïdes ; *ct*, cartillage sous-radulaire ; *r*, *radula* ; *œ*, œsophage. Gross. 194/1.

6. Les deux mandibules vues d'en haut.

md, partie antérieure ; *md'* partie postérieure ; *r*, *radula*. Gross. 290/1.

7. La même préparation vue de côté ; même désignation pour les lettres. Gross. 290/1.

8. Figure d'une préparation qu'on obtient lorsque les mandibules sont dérangées de leurs positions naturelles par la pression de la lamelle.

Fig. 9. Radula de la figure précédente à un plus fort grossissement.

pc, plaque centrale ; *pl*, plaque latérale ; *d*, dent ; *d'* et *d''* deux dents postérieures qui ont une structure différente ; *bd*, extrémité foncé des dents.

10. Dents de la *radula* dessinées d'après une coupe longitudinale. On voit leurs insertion dans les plaques latérales. Gross. Im. 1,5 de Zeiss.

11. Une des coupes latérales de la tête ; l'explication comme pour les figures 4 et 5.

l, une lamelle chitineuse qui se colore d'un façon intense par la safranine et à laquelle s'attache de nombreux faisceaux musculaires. Je crois que c'est la partie *md'* de la mandibule.

PLANCHE XI

Fig. 12. Coupe transversale de la région antérieure de la tête.

gc, ganglion céphalique ; *œ*, œsophage ou cavité buccale ; *ct*, cartillage sous-radulaire ; *md*, fragments des mandibules ; *m*, muscles transversaux entre les deux mandibules.

13. Coupe passant un peu plus en arrière.

Même désingation : *gs*, ganglion sous-œsophagien ; *d*, dent de la *radula*.

14. Coupe passant par la région branchiale.

gn, ganglion postérieur ; *br*, branchie ; *cbr*, cavité branchiale.

Fig. 15. Coupe plus postérieure passant par l'organe dorsal *od*; *cbr*, cavité branchiale.

16. Extrémité antérieure de la tête provenant de la même série que la coupe dessinée sur la fig. 4.

gn, ganglion correspondant au ganglion *gn* de la fig. 4; *os*, organe sensitif; *ob*, orifice buccal.

17. *es*, estomac; *in*, foie; *f'* et *f''* les deux invaginations de l'estomac qui forment le commencement de l'intestin.

18 et 19. Différents endroits de la séparation de l'intestin d'avec l'estomac.

20. Sur cette coupe on voit seulement la coupe de l'intestin déjà constitué.

Les figures suivantes se rapportent à l'autre *Chaetoderma* trouvé dans la mer de Marmara (*Ch. gutturosum*).

21. *t*, tête; *d*, dent; *ab*, abdomen; *rb*, région branchiale; *cp*, excréments.

22. *a*, grandeur naturelle; *b*, grossie; d'après des exemplaires conservés dans l'alcool; *t*, tête; *rb*, région branchiale.

23. Spicules ou écailles de ce *Chaetoderma*.

a, spicules normaux; *b*, spicules après le traitement par l'alcool acidulé. Gross, 460.

PLANCHE XII

Fig. 24. L'appareil radulaire du même *Chaetoderma gutturosum*.

dt, grande dent impaire; *ab*, parties chitineuses entourant la cavité radulaire. Gross. Im. 1,5 de Zeiss.

25. Appareil radulaire du *Chaetoderma gutturosum* de la mer de Marmara.

dt, dent impaire; *ab*, deux demi-cercles chitineux entourant l'entrée de la cavité radulaire; *dd*, deux petites dents internes; *d' d'* deux dents externes; *r*, une sorte de ruban transversal; *ee*, pointes qui paraissent appartenir aux dents externes *d'd'*; *ff*, pointes qui paraissent appartenir aux dents internes *dd*; *gg*, petits crochets très nettement visibles. Cette préparation fut faite à l'aide de la potasse caustique. Gross. 460/1.

26. Le même appareil d'après une préparation à la glycérine, même désignation pour les lettres; l'échancrure des parties *a* et *a'* sont bien visibles; elle est visible aussi sur la figure précédente. Gross. 460/1.

27. L'appareil radulaire d'un *Chaetoderma nitidulum* envoyé par M. A. Wirén, d'Upsala; la préparation fut faite à l'aide de la potasse caustique.

dt, dent impaire; *md*, *md*, épaississements chitineux latéraux qui peuvent être comparés aux mandibules du *Chaetoderma radulifera*; *md'*, leurs parties élargies; *dd*, dents paires dans la cavité radulaire; *d'd'*, tendons ou toutes petites dents rudimentaires. Gross. 290/1.

ÉTUDES EXPÉRIMENTALES

SUR LA

MATURATION CYTOPLASMIQUE

ET SUR LA

PARTHÉNOGÉNÈSE ARTIFICIELLE

CHEZ LES ÉCHINODERMES

PAR

YVES DELAGE
Professeur à la Faculté des Sciences de Paris

Le présent travail résume les résultats de recherches poursuivies au laboratoire de Roscoff durant six semaines sur les Échinodermes, en particulier sur l'Oursin, *Strongylocentrotus lividus* et sur l'Astérie, *Asterias glacialis*.

Mon but principal était double : d'une part, déterminer la nature de la *maturation cytoplasmique*, dont j'avais fait connaître l'existence dans un travail antérieur ; d'autre part, préciser le déterminisme de la *parthénogénèse artificielle* obtenue par Loeb. Sur quelques points, ces résultats sont incomplets, certaines circonstances m'ayant forcé d'interrompre mon travail plus tôt que je n'aurai voulu. Ils me paraissent cependant présenter déjà assez d'intérêt pour mériter d'être publiés.

Appliquant ici une méthode d'exposition dont j'ai montré ailleurs

les avantages, je séparerai l'exposé des faits principaux et les résultats, c'est-à-dire ce qui est essentiel, de ce qui est accessoire ou documentaire (détail des expériences techniques, etc.) qui sera relégué dans des notes de bas de page, plus développées que de coutume. Le lecteur pressé ne lira que le texte principal : celui qui voudra discuter ou contrôler pourra se référer aux notes.

I

La maturation cytoplasmique

J'ai montré dans mes recherches antérieures [1] que le cytoplasme ne se prête à la fécondation mérogonique, chez le *Strongylocentrotus*, que lorsque l'œuf est mûr.

Un fragment anucléé d'œuf, ayant accompli ses deux divisions maturatives et dont la vésicule germinative s'est transformée en pronucléus femelle, admet le spermatozoïde, se segmente et forme une larve qui atteint facilement le stade blastula. Un fragment anucléé, aussi gros qu'on voudra mais emprunté à un œuf encore pourvu de sa vésicule germinative, ne se segmente jamais. Les spermatozoïdes se pressent en foule autour de lui, cherchent à le pénétrer, peut-être le pénètrent-ils même, mais aucun développement ne se produit, pas même le plus léger indice de division [2].

Cependant, en apparence au moins, le cytoplasme ne semble pas qualitativement modifié par les phénomènes maturatifs portant sur le noyau. Que se passe-t-il donc en lui, corrélativement aux modifi-

[1] *Arch. de Zool. Exp.*, série III, vol. VII, p. 383 à 418, 1899.

[2] Ivanzov ('97), à la suite d'observations sur la pénétration de nombreux spermatozoïdes dans l'œuf non mûr d'*Holothuria tubulosa*, a émis l'idée que l'œuf non mûr n'est pas fécondé, parce qu'il a un noyau très gros et très actif, contenant en abondance des ferments digestifs qui digèrent les spermatozoïdes; tandis que l'œuf mûr a un noyau réduit qui ne peut plus digérer le spermatozoïde et laisse alors la fécondation s'accomplir. Si là était la raison de la différence entre les œufs mûrs et non mûrs par rapport à l'aptitude à être fécondé, les fragments anucléés d'œufs non mûrs devraient, mis en présence du sperme, se développer comme les fragments d'œufs mûrs. Or, il n'en est rien. En outre, nous verrons que le cytoplasme devient fécondable bien avant que le noyau ait rien expulsé au dehors.

cations nucléaires, qui le rendent fécondable quand auparavant il ne l'était pas ?

Pour résoudre cette question, j'ai cherché d'abord à préciser le moment où le cytoplasme devient fécondable et me suis adressé à l'Astérie, *Asterias glacialis* [1].

L'œuf pris dans l'ovaire et déposé dans l'eau de mer est pourvu de sa vésicule germinative intacte, grosse, turgide, à bords parfaitement nets. A ce moment, son cytoplasme n'est absolument pas fécondable. Mais aussitôt déposé dans l'eau de mer, il entre en maturation et l'on peut suivre aisément toutes les phases du phénomène.

On voit d'abord la vésicule germinative devenir moins tendue et ses bords se rider légèrement comme si sa membrane se froissait, en même temps que son diamètre diminue légèrement [2].

Bientôt, la membrane disparaît et le contour devient tout à fait indistinct : la vésicule prend l'aspect d'une tache claire dont les bords estompés se perdent dans le cytoplasme ambiant, et sa forme se montre souvent étoilée comme si son contenu fusait dans le cytoplasme, suivant des directions divergentes. La vésicule continue à se rétrécir et à devenir de plus en plus indistincte, jusqu'à ce qu'elle disparaisse tout à fait, et peu de temps après, on voit apparaître un globule polaire, puis un second, et le pronucléus femelle se montre alors sous la forme d'une tache claire considérablement plus petite que n'était la vésicule germinative.

[1] Elle présente pour cette étude un avantage considérable sur l'Oursin. Chez ce dernier, les œufs, pris dans l'ovaire mûr et dilacéré dans l'eau de mer, sont déjà mûrs et ont leur pronucléus femelle. Les quelques rares œufs qui ont encore leur vésicule germinative ne mûrissent point dans l'eau pendant les quelques heures où on peut les observer efficacement, en sorte qu'on ne sait pas s'ils ne sont pas très loin de l'état de maturation. Chez notre *Astérie*, au contraire, les œufs recueillis de la même façon dans l'ovaire sont *tous* pourvus de leur vésicule germinative. Mais, placés dans l'eau de mer, ils entrent aussitôt en maturation et, au bout d'une heure ou deux, tous, à quelques très rares exceptions près, sont mûris, pourvus de leurs deux globules polaires et de leur pronucléus.

[2] Je ne saurais mieux faire comprendre cette modification d'aspect qu'en comparant la vésicule à ces jouets d'enfant formés d'un ballon de caoutchouc très mince muni d'un petit sifflet. L'enfant gonfle le ballon qui, complètement plein, représente la vésicule intacte; mais, dès qu'il cesse de le gonfler, l'air s'échappe par le sifflet, le ballon se dégonfle, devient moins turgide, s'affaisse, se ride, se ramollit, s'affaisse encore et se plisse, en même temps que son diamètre diminue de plus en plus.

Si, pendant que ces phénomènes s'accomplissent, on fait les expériences de fécondation mérogonique que j'ai décrites ailleurs, on constate ce qui suit : les fragments d'œuf à vésicule intacte sont absolument rebelles à toute fécondation [1].

Quand la vésicule a sa paroi encore bien nette mais ridée, les fragments de cytoplasme parfois sont fécondés, plus souvent ils ne le sont pas. Quand la membrane nucléaire a disparu et que la vésicule est représentée par une tache claire de volume moindre, à bords estompés, mais encore parfaitement visible et souvent montrant encore le nucléole, les fragments de cytoplasme sont complètement fécondables [2].

Ils le sont encore quand le premier globule polaire a apparu ; mais quand le deuxième globule vient montrer que la maturation est achevée, ils le sont beaucoup moins, si même ils ne deviennent tout à fait rebelles à la fécondation mérogonique [3]. Cela montre qu'il y a un

[1] Par fécondation j'entends ici fécondation efficace, suivie de développement, sans me soucier s'il y a des pénétrations de spermatozoïdes non suivies d'effet.

[2] J'ai fait l'expérience seulement trois fois, mais ses résultats ont été si nets que j'ai jugé inutile de la recommencer.

J'ai coupé en tout 70 œufs, savoir :

18 à vésicule germinative intacte : aucun ne s'est segmenté ;

14 à vésicule plissée, mais encore grande et à paroi visible : n'ont rien donné, 3 se sont segmentés, 5 ont montré des asters multiples, mais ne se sont pas segmentés ;

21 à vésicule sans membrane, rétrécie, devenue confuse, mais n'ayant pas encore formé de globule polaire : 4 ne se sont pas segmentés, 17 se sont segmentés aussi bien que les fragments nucléés correspondants, ces derniers après émission de leurs globules polaires ;

7 ayant émis un globule polaire (le deuxième étant en voie de formation) : 3 se sont segmentés, 4 ne se sont pas segmentés ;

10 ayant émis leurs deux globules : aucun ne s'est segmenté.

Ce dernier résultat permet d'interpréter le précédent. La formation du deuxième globule ayant lieu immédiatement après celle du premier, il semble évident que sur les sept montrant un globule formé et chez lesquels le deuxième était en voie de formation, les quatre qui n'ont rien donné sont ceux où la formation du deuxième globule était assez avancée pour entraîner la conséquence physiologique de l'état à deux globules ; en sorte que, vraisemblablement, il faut faire dans cette expérience deux parts, une comprenant 3 succès à joindre aux 17 de la série de 21 précédente, ce qui fait 20 sur 24, et 4 insuccès à joindre à ceux de la série à deux globules, ce qui fait 14 sur 14.

[3] Il pourra sembler inconcevable que les œufs à deux globules n'acceptent plus la fécondation mérogonique. Il n'en est rien, car j'ai montré dans une étude précédente que la mérogonie était une propriété très répandue, mais non générale. Les œufs de Chiton en particulier, bien que se coupant très bien, ne m'ont jamais permis la fécondation des fragments anucléés. Il se peut qu'il en soit de même pour l'Astérie. A mon avis, le nombre des expériences que j'ai tentées n'est pas suffisant pour le démontrer absolument, car j'ai eu d'autres fois des séries de dix insuccès et plus des chez êtres

moment où la fécondation mérogonique est non seulement possible, mais particulièrement facile, celui où la vésicule germinative perd sa membrane et se prépare à l'émission des globules polaires. C'est là un *stade critique* important que nous retrouverons dans les expériences de parthénogénèse artificielle.

Pour trouver, s'il est possible, la raison de ce stade critique, nous devons analyser les phénomènes qui se passent pendant que la vésicule subit les modifications d'aspect que nous avons décrites.

Leur interprétation est aisée.

La vésicule intacte est pourvue d'une membrane entière, continue, et contient, outre les parties figurées bien connues (réseau de linine, grains chromatiques, nucléole et centrosome), un abondant *suc nucléaire* qui est l'agent de sa turgescence. A un moment donné, la membrane nucléaire disparaît, mais non en tous ses points à la fois ; elle se détruit d'abord en un point et par conséquent se perce d'un orifice étroit[1] par lequel le suc nucléaire commence à s'échapper, d'où l'aspect de paroi ridée et la diminution de volume ; puis elle achève de se détruire, et ce qui reste de suc nucléaire fuse de toutes parts dans le cytoplasme, d'où l'aspect d'une tache à bords estompés avec prolongements radiaires.

Voici donc un phénomène qui n'est pas la maturation nucléaire elle-même, qui est très accessoire par rapport à celle-ci, mais qui dépend d'elle et qui intéresse le cytoplasme. On peut songer à lui attribuer la cause des différences observées : *le cytoplasme fécondable de l'œuf en voie de maturation diffère du cytoplasme non fécondable de l'œuf non mûr par la pénétration du suc nucléaire à son intérieur.*

où la fécondation mérogonique est possible. Je n'ai pas poursuivi la recherche de ce point parce qu'il avait pour moi moins d'intérêt que mes autres recherches et que j'étais pressé par le temps. Mais cet insuccès prouve tout au moins que la fécondation mérogonique est très difficile dans les œufs mûrs d'Astérie, et ne rend que plus frappant le fait de cette proportion énorme de succès avec les œufs du même animal *pendant* la maturation.

[1] Il est possible que cet orifice soit celui déterminé par le centrosome au moment où il traverse la membrane pour passer dans le cytoplasme, ainsi qu'il résulte des recherches de Wilson et Matthews (*Journ. of Morphology*, X. 1, 1895).

Une autre cause peut être invoquée. Dès que le centrosome est sorti du noyau, il commence à former le fuseau qui opérera la division des chromosomes pour le premier globule. Outre ce fuseau dirigé vers le noyau, il se forme une irradiation périphérique dont les rayons divergent dans le cytoplasme. Je n'ai point observé le phénomène chez *Asterias*, mais il est très général et son existence est fort vraisemblable. En sorte que le *cytoplasme de l'œuf en maturation peut différer de celui de l'œuf non mûr par le fait que certaines de ses substances sont orientées, disposées d'une façon particulière.* Il peut y avoir là aussi une condition spéciale qui permette la fécondation impossible auparavant[1].

Il n'est pas aisé de vérifier expérimentalement cette hypothèse[2]. J'ai essayé cependant de le faire en soumettant à la fécondation des blastomères provenant de la parthénogénèse artificielle. L'expérience, très difficile, ne m'a pas donné de résultats concluants; car, si le blastomère poursuit son évolution, ce peut être par continuation de son développement parthénogénétique. Il faudrait constater sur des coupes la pénétration du spermatozoïde et l'union de son noyau au noyau du blastomère, l'évolution de son centrosome, toutes choses à peu près impossibles lorsqu'on ne dispose que de rares pièces presque invisibles à l'œil nu[3].

L'autre hypothèse, celle de l'imbibition du cytoplasme par le suc

[1] Kostanecki et Vierzejski (96) ont montré en effet que, chez *Physa fontinalis*, ces irradiations sont une condition nécessaire de la fécondation en ce qu'elles servent à diriger celles du spermatozoïde lorsque celui-ci substitue son système spermocentrique au système ovocentrique.

Que les irradiations qui partent du spermocentre émanent de celui-ci comme le veulent ces auteurs, ou qu'elles appartiennent au cytoplasme, conformément à l'opinion commune, le spermocentre ne servant qu'à les centrer, il n'y en a pas moins utilité à ce que celui-ci les trouve tout orientées, et il est possible que dans l'œuf d'*Asterias* il ne puisse jouer son rôle lorsqu'il ne trouve rien de préparé pour le recevoir.

[2] Le fait que la fécondation mérogonique ne se fait plus lorsque l'œuf est retombé à l'état de repos, après l'expulsion du deuxième globule, bien que son cytoplasme soit encore imbibé du suc nucléaire qui a diffusé dans sa masse, vient à l'appui de cette deuxième manière de voir. Mais le fait que la fécondation normale est possible lorsque l'œuf est plongé dans ledit état de repos vient à l'appui de la première.

[3] J'ai cherché, sans plus de succès, à reféconder des fragments anucléés de blastomères provenant d'œufs fécondés.

nucléaire me sourit mieux, et j'ai fait de nombreuses expériences pour la contrôler.

Lorsqu'on examine les modifications que cette imbibition par le suc nucléaire fait subir au cytoplasme, on voit qu'elles *peuvent* être de natures très diverses. Le suc nucléaire peut acidifier le cytoplasme ou l'alcaliniser : il peut l'hydrater ou le déshydrater, selon qu'il est ou moins ou plus chargé de sels que les sucs qui imbibaient celui-ci ; il peut lui apporter de l'oxygène ou lui en enlever ; il peut enfin lui apporter des substances spécifiques, soit de la nature des ferments solubles, soit de celle des ions électrolytiques.

J'ai essayé de produire artificiellement ces modifications en acidifiant ou alcalinisant le fragment cytoplasmique[1] ; en lui ajoutant ou lui soustrayant de l'eau[2] ; en l'anesthésiant par l'eau chloroformée ; enfin, en le traitant par les ferments que j'avais sous la main, pepsine en milieu acide et pancréatine en milieu neutre[3].

Aucun de ces traitements n'a déterminé la fécondation et la segmentation ultérieure[4].

[1] Pour acidifier, j'ai employé l'*HCl* aux doses qui m'avaient donné des résultats dans mes essais de parthénogénèse artificielle (voir plus loin), c'est-à-dire une goutte par demi-litre d'eau (soit environ 1 pour 10 000) ; pour alcaliniser j'ai employé AzH^3 aux doses de 1/2 000 à 1/20 000, et j'ai fait varier les durées d'action de 5 à 75 minutes. Les fragments étaient rapidement lavés, reportés dans l'eau de mer normale et additionnée d'une goutte d'eau contenant des spermatozoïdes.

[2] Pour cela j'ai employé d'une part l'eau distillée dont les œufs supportent très bien jusqu'à 18 %, d'autre part la solution saline qui réussissait le mieux pour la parthénogénèse artificielle, obtenue par l'addition à l'eau de mer d'une quantité égale d'une solution normale, c'est-à-dire contenant une molécule-gramme par litre et formée de deux parties de *KCl* pour une de *NaCl*.

[3] J'ai employé pour la pancréatine et la pepsine des solutions contenant de 3 à 10 % ; cette dernière en milieu acidifié à 1 pour 10 000, et j'ai laissé agir de 5 à 60 minutes, ordinairement à froid, parfois à la température de 35°.

[4] Une seule fois j'ai obtenu une segmentation normale d'un fragment traité 5 minutes par *HCl* ; mais n'ayant pu réussir aucune autre fois dans les mêmes conditions, je ne tiens pas compte de ce cas, d'autant plus que j'avais noté que l'intégrité de la vésicule n'était pas absolue, en sorte que la maturation pouvait avoir commencé.

L'acidification, la soustraction d'eau, l'addition de ferments n'influencent guère l'attraction sexuelle, qui reste très développée ; l'alcalinisation l'augmente au point que l'on peut réveiller, par une dose convenable d'AzH^3, les mouvements des spermatozoïdes groupés autour d'un fragment, lorsqu'ils sont devenus immobiles ; cette substance exerce sur le spermatozoïde à la fois une action excitante et un chimiotactisme positif. L'eau distillée, au contraire, exerce un chimiotactisme négatif, et dans les préparations où des œufs en laissent diffuser autour d'eux, on voit les spermatozoïdes se grouper dans les points les plus éloignés des fragments représentant les centres de diffusion.

Évidemment, cet insuccès ne condamne pas l'hypothèse, car il faudrait des expériences plus prolongées et plus variées pour déterminer l'action des diverses substances en faisant varier leur nature, leur concentration et leur durée d'action, suivant des combinaisons diverses.

Pour les ferments en particulier, il y aurait eu à en essayer les diverses sortes, en particulier les ferments oxydants.

J'ai cherché à tourner la difficulté de deux manières : 1° en crevant la vésicule germinative de manière à faire répandre le suc nucléaire dans le cytoplasme, en dehors de toute modification maturative des parties figurées du noyau ; 2° en traitant les fragments par du suc nucléaire emprunté à d'autres œufs [1].

Aucun de ces procédés ne m'a permis d'obtenir la fécondation et la segmentation. Le premier est d'une exécution trop difficile ; le second ne fournit les substances actives du suc nucléaire que mélangées à tant d'autres substances, qu'il ne permet pas d'isoler leur action.

Malgré ces insuccès, je crois qu'il y aurait intérêt à multiplier les expériences dans ce sens. Il est fort possible qu'un traitement physique ou chimique approprié rende fécondables les fragments cytoplasmiques des œufs à vésicule germinative intacte et nous renseigne ainsi sur la nature de la maturation cytoplasmique.

Quoi qu'il en soit, un fait reste certain, c'est que la maturation cytoplasmique coïncide avec la diffusion du suc nucléaire dans le

[1] Il est extrêmement difficile de crever la vésicule germinative sans détériorer l'œuf ; et il est à peu près impossible de la crever de manière à ce que le suc nucléaire se répande dans l'œuf et non au dehors. J'y ai réussi cependant quatre ou cinq fois avec une aiguille de verre étiré. Mais il faudrait des expériences nombreuses pour que le résultat soit certain.

Pour me procurer du suc nucléaire, j'ai cherché à traiter les œufs non mûrs par l'eau distillée de manière à faire éclater la vésicule ; mais c'est l'œuf qui se gonfle et éclate ; la vésicule devient très claire, mais persiste avec sa membrane intacte. Je me suis alors adressé aux œufs mûris, mais non fécondés, dont le suc nucléaire était passé dans le cytoplasme. En broyant avec du sable, traitant par l'eau distillée et filtrant, on obtient un liquide que l'on peut ramener à la densité de l'eau de mer par addition d'eau de mer concentrée.

cytoplasme. Ce suc nucléaire, quelle que soit pour le reste sa constitution contient certainement beaucoup d'eau. Quoique nous ne sachions pas si cette eau appartient à une solution saline plus ou moins concentrée que l'enchylème du cytoplasme, nous pouvons assurer que le suc cytoplasmique de l'œuf mûr est hypotonique par rapport au pronucleus mâle, puisque nous voyons celui-ci se gonfler pendant son voyage dans le cytoplasme.

Je renvoie à ma communication au Congrès de Berlin[1] pour les conséquences que l'on peut tirer de ce fait par rapport à l'interprétation du déterminisme dès la parthénogénèse et de la fécondation.

II

LA PARTHÉNOGÉNÈSE EXPÉRIMENTALE

Loeb, qui a fait faire un si grand pas à cette question à peine ébauchée avant lui, a quelque peu varié dans ses interprétations.

A la suite de ses premières expériences sur *Strongylocentrotus*, il admettait une action spécifique des ions métalliques sur les œufs vierges, action excitante et suffisante pour les faire développer (octobre 1899) et inclinait à attribuer la fécondation normale à un apport d'ions métalliques à l'œuf, pour lequel cet apport constituait un excitant suffisant pour le faire développer. Dans la parthénogénèse expérimentale, le traitement des œufs par les solutions salines avait pour effet d'imprégner chimiquement ceux-ci des ions que le spermatozoïde aurait dû leur apporter. Ces ions devaient être vraisemblablement du *Mg* puisque c'est par l'adition de *Mg* que Loeb obtenait le développement parthénogénétique des œufs. Dans une note publiée en collaboration avec mon fils ('00), j'ai montré que cette interprétation ne pouvait être admise, les œufs de l'Oursin contenant normalement un peu plus de *Mg* que les spermatozoïdes (8.33 % *MgO* au lieu de 7,88 % *MgO*, du poids des cendres), en sorte que celui-ci

[1] Publiée aussi dans la *Revue générale des Sciences*, n° 19, 1901.

ne pouvait que faire baisser le taux de cette substance dans l'œuf. Si donc le spermatozoïde fait développer l'œuf, ce n'est pas en lui apportant du *Mg* [1].

A la suite de nouvelles expériences ('00) sur *Arbacia*, Loeb abandonna l'idée d'une action spécifique des ions et admit que les ions électro-négatifs (en écartant bien entendu ceux qui peuvent avoir une action nocive comme poisons) ont tous qualitativement la même action. Ils n'agissent que par leur pression osmotique, dépendant de la concentration de la solution employée, et par le fait qu'ils enlèvent de l'eau à l'œuf; et ils peuvent être remplacés par d'autres substances non électrolytiques, sucre, urée, pourvu que celles-ci aient une pression osmotique égale.

Aujourd'hui enfin ('01), à la suite d'expériences nombreuses et variées sur une Annélide *Chætopterus*, il revient à l'idée d'une action spécifique.

[1] M. Giard (*Sur la Pseudogamie osmotique* (*tonogamie*), C. R. Soc. Biol. 11 janv. 1901) ayant contesté que Loeb ait à un moment interprété la fécondation normale comme je viens de le dire, je lui répondrai simplement par la citation suivante :

(Loeb, '99, p. 137) : « All the spermatozoon *needs* to carry into the egg for the pro-« cess of fertilization are ions to supplement the lack of the one or counteract the « effects of the others class of ions in the seawater, or both. The spermatozoon *may*, « however, carry in addition a number of enzymes or other material. The ions and « not the nucleins in the spermatozoon are essential for the process of fertilization. »

Comme la solution chimique déterminant la parthénogénèse contenait seulement du *Mg*, en plus des sels naturels de l'eau de mer, il était indiqué, pour contrôler la théorie Loeb, de chercher si le spermatozoïde contenait plus de *Mg* que l'œuf. Le travail de Loeb a paru en octobre 1899, trop tard pour que l'on pût, cette année-là, se procurer des produits sexuels d'Oursins. Je l'ai fait l'année suivante à la belle saison; la recherche chimique a été passablement laborieuse, et la note publiée en collaboration avec mon fils a paru en décembre 1900. Elle ne pouvait guère paraître plus tôt. Entre temps parut le second travail de Loeb (août 1900), où celui-ci renonçait à son interprétation précédente, ainsi que nous l'avons fait remarquer nous-mêmes à la fin de notre note. Est-ce à dire que nous avons *enfoncé une porte ouverte* comme le prétend M. Giard?

Loeb renonçait à son opinion, mais bénévolement, sans prouver qu'elle fût erronée; un autre aurait eu le droit de la reprendre après lui, car l'expérience restait là, dont elle semblait la conclusion naturelle. Il y a quelque différence entre abandonner une idée par une vague intuition qu'elle pourrait bien n'être pas exacte et démontrer son inexactitude par une analyse chimique.

Enfin, je terminerai cette trop longue disgression en faisant remarquer qu'une erreur typographique a attribué dans notre note la proportion de magnesium contenue dans le sperme aux œufs et inversement. Au lieu de Mâles 8,33 %, Femelles 7,88 %, il faut lire Femelles 8,33 %, Mâles 7,88 %. Une rectification a paru dans un des numéros suivants des Comptes rendus. Elle était d'ailleurs presque inutile, l'ensemble de la note montrant que c'est l'œuf qui contient la plus forte proportion de *Mg*.

Il admet que la soustraction d'eau est une cause de développement parthénogénétique, mais qu'elle n'est pas la seule et que l'action spécifique des ions intervient. Celle-ci est telle qu'elle peut déterminer le développement dans une solution isotonique ou même hypotonique à l'eau de mer. Il a pu en effet obtenir des développements dans une solution saline de constitution appropriée (*KCl*) à pression osmotique moindre que celle de l'eau de mer. Mais cette action spécifique, il la conçoit autrement : d'après lui, l'œuf vierge a une tendance naturelle à se segmenter et à donner un embryon, mais ce processus évolutif est lent, et l'œuf meurt avant qu'il ait pu se réaliser ou lorsqu'il n'a pu que commencer, sans arriver assez loin pour pouvoir se poursuivre de lui-même. Les solutions salines agissent par leurs cations comme un *catalyseur*, comme un *agent accélérateur*, qui active ce processus naturel et lui permet de s'accomplir avant que l'œuf y mette un terme en mourant. Dans la fécondation il pense que le spermatozoïde agit de même en accélérant un processus naturel. Mais, avec une prudence très justifiée, il admet que le spermatozoïde peut exercer son action accélératrice autrement qu'en enlevant de l'eau ou en apportant des cations.

Les expériences de Loeb étant très complètes et très démonstratives au point de vue où elles ont été entreprises, il n'y aurait eu que peu d'intérêt à les recommencer. Mais il m'a semblé intéressant de rechercher les relations de la parthénogénèse expérimentale avec les phénomènes de la maturation de l'œuf et avec le processus de la parthénogénèse naturelle. Cela m'a entraîné à de nombreuses expériences au cours desquelles j'ai fait diverses observations plus ou moins étrangères au sujet principal et dont certaines me paraissent mériter d'être publiées.

Je dirai tout d'abord que les œufs d'Oursin et ceux d'Astérie se comportent très différemment en présence des agents et qu'on n'a pas le droit d'appliquer à l'un ce qui est vrai pour l'autre, ni, à plus forte raison de généraliser et d'étendre à tous les animaux ni même à tous les Échinodermes les résultats obtenus. Aussi décrirai-je en deux

chapitres différents mes expériences sur les deux Échinodermes qui ont servi à mes recherches.

Expériences sur *Strongylocentrotus*

Les œufs de cet Oursin mûrissent dans l'ovaire, et lorsqu'on dilacère dans l'eau l'ovaire suffisamment mûr, on obtient des œufs ayant déjà leur pronucleus ♀ et ayant par conséquent émis leurs deux globules polaires et réduit le nombre de leurs chromosomes.

J'ai tenté la parthénogénèse expérimentale avec divers liquides, les uns formés d'électrolytes, les autres formés de substances diverses capables peut-être d'agir par leur qualité spécifique. Les premiers seuls, et pas tous, m'ont donné de résultats positifs [1]. J'ai pu, avec des solutions électrolytiques appropriées, obtenir de très nombreuses blastules, ce qui confirme entièrement les résultats publiés par Loeb.

Un certain nombre de ces blastules arrivent à l'invagination complète et nagent plus ou moins activement. Aucune n'a atteint le stade pluteus. Ce résultat négatif n'est probablement pas définitif, et en tout cas il n'a aucune importance quant à la signification générale de l'expérience.

J'ai reconnu que la nature spécifique du sel a une importance capitale, au moins égale à la pression osmotique de la solution employée.

Les solutions qui m'ont donnée les résultats les plus favorables ne sont pas celles qui ont réussi entre les mains de Loeb. $MgCl^2$ s'est montré plus nocif que les autres sels employés : à la concentration optima pour les autres sels, j'ai trouvé qu'il altérait les œufs et produisait ce que j'ai appelé (voir plus loin) la dégénérescence vésicu-

[1] Les liquides que j'ai essayés sans succès sont : l'alcool à 5 °/₀ et à 10 °/₀ acidifié avec 4° /₀₀ d'HCl ; la glycérine à 5 °/₀ et à 2 °/₀ neutre et acidifiée ; l'eau oxygénée, en ramenant le mélange à la concentration de l'eau de mer normale ; HCl à dose forte ; AzH^4Cl, aux mêmes concentrations que KCl dans les expériences ci-dessous ; les extraits de sperme dans l'eau distillée, en ramenant la concentration à celle de l'eau de mer normale ; CO^2, en dissolution dans l'eau de mer, etc., etc. Je ne donne ces indications que pour éviter à d'autres des tentatives inutiles.

laire; *NaCl* passablement favorable; *KCl* très favorable. La solution la plus efficace contenait exactement (simple coïncidence) une molécule-gramme par litre, soit de *KCl* pur, soit d'un mélange de deux parties de *KCl* pour une partie de *NaCl*, et était mélangée par parties égales à l'eau de mer naturelle. La concentration moléculaire du mélange peut être exprimée de la manière suivante, en représentant l'ensemble des sels de l'eau de mer, dont la concentration est 0,520[1], par *Sm* et les divers sels ajoutés par leur formule chimique, et en prenant pour unité la concentration de la solution normale. Ainsi :

$$\left.\begin{array}{l} Sm \ldots\ldots\ 0{,}317 \\ KCl \ldots\ldots\ 0{,}333 \\ NaCl \ldots\ 0{,}166 \end{array}\right\}\ 0{,}816$$

indique un liquide composé de 317 millièmes de molécule-gramme des sels de l'eau de mer, de 333 millièmes de molécule-gramme de *KCl*, et de 166 millièmes de molécule-gramme de *NaCl* pour un litre de liquide. La concentration moléculaire totale est de 816 millièmes de molécule-gramme[2].

[1] Cette concentration est calculée sur 33gr,3 de matières salines par litre et en prenant pour base la composition de l'eau de mer d'après l'analyse de Dittmar. Elle donne :

NaCl	25gr,916	par litre.	Concentration :	0,4430
KCl	3 ,626	—	—	0,0487
SO^4Mg	1 ,579	—	—	0,0131
SO^4Ca	1 ,2	—	—	0,0088
SO^4K^2	0 ,822	—	—	0,0047
CO^3Ca	0 ,115	—	—	0,0012
$MgBr^2$	0 ,072	—	—	0,0005
				0,5200

Le chiffre total de la salinité est peut-être un peu fort pour une eau prise près des côtes, et surtout celui du CO^3Ca pour une côte granitique.

[2] Pour désigner la proportion des substances salines actives dissoutes dans les liquides employés, on indique d'ordinaire le poids de la substance et celui du dissolvant : on dira par exemple que la solution physiologique de *NaCl* contient 7 grammes par litre. Lœb a proposé, comme plus scientifique, de prendre pour base de la notation la concentration moléculaire : il prépare une solution contenant, par exemple, 2 1/2 molécules-grammes par litre des divers sels employés et indique combien de centimètres cubes d'eau de mer, d'eau distillée et de cette solution entrent dans le mélange : cela a l'avantage de mettre en relief la concentration moléculaire, c'est-à-dire le nombre relatif de molécules et, dans une certaine mesure, la pression osmotique des substances étudiées. Mais c'est faire les choses à moitié que de caractériser les mélanges, comme le fait Lœb, par le nombre qu'ils contiennent de centimètres cubes de solutions arbitraires.

Je propose donc une notation plus rationnelle, dans laquelle chaque mélange est

Le détail des expériences est donné dans la note ci-dessous[1].

défini par l'indication des corps entrant dans sa composition (*Sm* pour l'ensemble des sels de l'eau de mer, et leur formule chimique pour les sels ajoutés), suivie d'un chiffre indiquant le nombre de molécules-grammes de ces sels contenus dans un litre du mélange.

Par exemple :

$$\left.\begin{array}{l} Sm \ldots\ldots\ 0{,}350 \\ KCl \ldots\ldots\ 0{,}200 \\ NaCl \ldots\ldots\ 0{,}100 \end{array}\right\}\ 0{,}650$$

signifie un mélange d'eau de mer, dont la concentration est abaissée de 0,520 à 0,350 et de deux solutions, l'une de *KCl* à la concentration de 0,2 et de *NaCl* à la concentration de 0,1. On lit tout de suite qu'il y a dans le mélange, pour la quantité de liquide, contenant en tout 650 molécules, 350 molécules des sels normaux de l'eau de mer, 200 de *KCl* et 100 de *NaCl* ; on voit aussi que la concentration des sels marins est les $\frac{350}{520}$ de ce qu'elle était dans l'eau de mer naturelle, qu'elle est les $\frac{350}{1000}$ de ce qu'elle serait dans la solution normale, et que celle des sels ajoutés est $\frac{2}{10}$ de celle de la solution normale pour le *KCl* et $\frac{1}{10}$ pour le *NaCl*.

Pour préparer une telle solution, on prendra 350^{cmc} d'eau de mer pour 520^{cmc} du mélange final. Pour savoir combien il faut de centimètres cubes de la solution normale de *KCl*, on remarquera que ces x^{cmc}, dans la quantité totale de 520^{cmc}, auront une concentration de $\frac{x}{520}$ qui devra être égale à 0,2 ; d'où $x = 520 \times 0{,}2 = 104^{cmc}$. Pour *NaCl*, $\frac{x'}{520} = 0{,}1$; d'où $x' = 52^{cmc}$. En tout $Sm + x + x' = 350 + 104 + 52 = 506$; et comme il faut avoir 520^{cmc} de mélange, on ajoutera 14^{cmc} d'eau distillée. La charge du calcul à faire incombe à l'auteur et ne doit pas être laissée au lecteur comme cela arrive avec la notation de Lœb. D'une manière générale :

Si l'on appelle c, c', c'', C les concentrations moléculaires partielles et totales sur lesquelles on veut opérer, v, v', v'', V les volumes employés, on a $c + c' + c'' = C$; $v + v' + v'' = V$; et, si l'on part des solutions normales, $c = \frac{v}{V}$, $c' = \frac{v'}{V}$, $c'' = \frac{v''}{V}$. V est fixé arbitrairement selon les convenances : ce n'est point une inconnue ; v, v', v'' sont les vrais inconnues ; c, c', c'' sont les variables expérimentales dont on étudie les effets en les faisant passer par des séries méthodiques de valeurs successives. Le nombre des équations dépasse de 1 le nombre des inconnues, en sorte que, parmi les variables expérimentales, une est déterminée et ne dépend pas de l'expérimentateur : ce sera C si celui-ci choisit arbitrairement c, c' et c'', ou l'une de ces dernières, s'il choisit les autres et C.

On peut, d'autre part, partir des concentrations moléculaires pour envisager les pressions osmotiques ; les unes et les autres varient dans le même sens ; mais il ne faudrait pas les considérer comme proportionnelles et déduire les pressions des concentrations en les multipliant simplement par la pression de la solution normale ($22^{at},35$) et par le coefficient de dilatation ($1 + 0{,}00367\,t$). Il faut tenir compte, en effet, du coefficient de dissociation (coefficient *i* de Van t'Hoff), variable avec la concentration de la solution et avec la nature du sel. Cette cause modificatrice rend la pression réelle plus grande que la pression calculée. Pour l'eau de mer, Lœb indique une pression osmotique approximative (trouvée expérimentalement sans doute) de $\frac{5}{8} = 0{,}625$.

[1] Comparaison des sels entre eux :

Expérience du 31 mai : conditions très favorables, belle réussite. Les cuvettes ont été examinées le soir même pour les segmentations, le lendemain pour les blastules.

La durée d'action de la solution hypertonique la plus favorable est de 1 h. 1/2, du moins avec la pression optima. Mais avec des pressions plus fortes, la durée optima est moins longue ; avec des

Sm ..... 0,317 *NaCl* 0,500	0,817.	80 °/₀ de segmentations ; mais seulement 35 °/₀ arrivent au stade blastula.
Sm ..... 0,317 *KCl* 0,500	0,817.	80 °/₀ segm. ; 75 °/₀ blastules.
Sm ..... 0,317 *KCl* ..... 0,250 *NaCl* 0,250	0,817.	75 °/₀ segm. ; 60 °/₀ blastules.
Lm..... 0,317 *MgCl²*... 0,245	0,562.	0 segmentation.
Sm..... 0,317 *MgCl²*... 0,120 *KCl* 0,250	0,687.	0 segmentation.
Sm ..... 0,317 *MgCl²*... 0,120 *NaCl* 0,250	0,687.	15 °/₀ segm. ; 0 blastule.
Sm ..... 0,317 *MgCl²*... 0,080 *KCl* ..... 0,165 *NaCl* 0,165	0,727.	60 °/₀ segm. ; 40 °/₀ blastule.

Expérience du 1er juin, conditions moins favorables, le nombre absolu des réussites est moindre, mais les relations sont conservées. Les cuvettes n'ont pu être examinées que le lendemain, aussi n'a-t-il été tenu compte que des blastules.

Sm ..... 0,317 *KCl*..... 0,500	0,817.	20 °/₀ blastules.
Sm ..... 0.317 *KCl*..... 0,335 *NaCl* 0,165	0,817.	75 °/₀ de blastules
Sm ..... 0,317 *KCl*..... 0,283 *NaCl* .... 0,140 *MgCl²*... 0,023	0,765.	2 °/₀ de blastules.

Influence de la concentration :

Avec *NaCl* :

Concentration totale.... 0,960. 10 °/₀ de blastules.
Concentration totale.... 0,705. 35 °/₀ de blastules.

Avec *KCl* :

Concentration totale.... 0,960. 0 blastules.
Concentration totale.... 0,705. 75 °/₀ de blastules.

Avec *KCl* (autre série d'expériences) :

Concentration totale.... 1,457. 0 blastules.
Concentration totale.... 1,207. 0 blastules.
Concentration totale.... 0,957. 25 °/₀ blastules.
Concentration totale.... 0,707. 20 °/₀ blastules.
Concentration totale.... 0,582. 0 blastules.

pressions plus faibles, elle est plus longue, conformément à ce qui a déjà été observé par Loeb[1].

En somme, les concentrations par trop faibles ne donnent rien ; la solution optima doit agir environ 1 h. 1/2 ; les solutions trop faibles donnent cependant des blastules si on les laisse agir assez longtemps ; les solutions trop fortes donnent des blastules si on les laisse agir pendant un temps suffisamment court. Ces résultats confirment ceux de Loeb.

Il convient de noter que, ici comme dans mes expériences sur *Asterias*, les résultats ne sont nullement constants. La proportion des réussites varie dans des limites très étendues, et souvent on n'obtient pas même une segmentation avec les mêmes réactifs et les mêmes précautions qui, la veille, avaient donné des cuvettes fourmillant de blastules. Ces différences doivent tenir à des facteurs inconnus résidant dans les œufs et que j'exprimerai par les mots : *qualité des œufs*. On observe des différences analogues dans les œufs que l'on féconde, mais bien moins étendues, et fréquemment les œufs qui sont rebelles à toute parthénogénèse expérimentale se fécondent parfaitement. Cette qualité des œufs n'est donc pas absolue ; elle est relative à la parthénogénèse expérimentale et cache des conditions encore inconnues. On verra que pour *Asterias*, j'ai déterminé une partie de ces conditions.

[1] Comparaison des différentes durées d'action pour une même pression. Sel = *KCl*.

Les nombres dans les colonnes sont ceux des blastules

CONCENTRATION		DURÉE				
		5 minutes	15 minutes	30 minutes	60 minutes	120 minutes
Sm... 0,260 / *KCl*.. 0,349	0,609	0	0	0	0	0
Sm... 0,260 / *KCl*.. 0,462	0,722	0	0	0	10 %	40 %
Sm... 0,260 / *KCl*.. 0,693	0,953	10 %	20 %	60 %	60 %	0
Sm... 0,260 / *KCl*.. 1,000	1,260	60 %	50 %	20 %	0	0
Sm... 0,260 / *KCl*.. 1,156	1,416	40 %	60 %	0	0	0

Nombre des chromosomes dans les larves des Strongylocentrotus obtenues par parthénogénèse expérimentale

Ainsi que je l'ai fait remarquer, les œufs extraits de l'ovaire mûr de *Strongylocentrotus* sont déjà mûrs, la vésicule germinative, reconnaissable à son volume, à sa membrane, à son nucléole (simple ou double), etc., a fait place au pronucleus femelle qui se présente sous la forme d'une tache claire sans membrane, sans contours nets, sans structure apparente (sur le vivant) et de taille minime. On n'aperçoit généralement pas les globules polaires, mais l'aspect du noyaux suffit à prouver qu'ils ont été émis et que l'œuf a subi la réduction : ses chromosomes sont donc au nombre de $\frac{n}{2}$, c'est-à dire 9.

Quel est le nombre des chromosomes dans les cellules des embryons issus parthénogénétiquement de ces œufs ?

Il y avait grand intérêt à résoudre cette question, parce qu'elle permet de décider entre deux opinions opposées, celle de l'individualité des chromosomes soutenue par Rabl et Boveri et celle que je soutiens, d'après laquelle le nombre des chromosomes dépend seulement de l'espèce à laquelle appartient l'animal considéré et peut-être du tissu auquel appartient la cellule, et est l'objet d'une *autorégulation* qui a pour cause la nature physico-chimique du protoplasma qui les forme. J'ai montré ailleurs que le nombre 18 se retrouve, au lieu de 9, dans la fécondation mérogonique. Et bien dans la parthénogénèse expérimentale, les chromosomes sont encore au nombre de 18.

Il résulte de là que, quel que soit le nombre initial des chromosomes : 18 dont 9 paternels et 9 maternels, dans l'œuf normalement fécondé, ou 9 dans l'œuf mérogonique ou parthénogénétique ; quelle que soit l'origine de ces chromosomes, mixte (œuf normalement fécondé), exclusivement paternelle (œuf mérogonique), ou exclusi-

vement maternelle (œuf développé par parthénogénèse expérimentale), toujours le nombre final est 18.

Chez les Oursins, au moins, l'individualité et la permanence des chromosomes ne sont pas réelles. Il est à croire que le nombre normal s'établit simplement par le fait qu'à un moment donné, que je ne puis préciser absolument, mais qui précède le stade 4, le filament chromatique provenant de la dislocation et du réarrangement de la substance de $\frac{n}{2}$ chromosomes se recoupe en n fragments[1].

[1] Pour compter les chromosomes, je fixe par le sublimé acétique, je colore par le carmin acétique et j'examine les œufs montés *entiers* dans le baume, avec les manipulations intermédiaires habituelles. Cette méthode me paraît plus sûre que celle des coupes, parce qu'on est sûr de voir *tous* les chromosomes du noyau. En outre, je choisis pour les compter les blastomères au stade d'anaphase assez avancée, montrant *de face* les deux plaques équatoriales séparées par un espace suffisant pour qu'elles ne puissent se confondre. Au stade de plaque équatoriale simple, en effet, on ne sait point si le dédoublement a eu lieu ou non et, quand ce dédoublement a eu lieu, le nombre étant doublé, il est beaucoup plus difficile de compter.

Au stade d'anaphase vu de profil, les deux plaques sont très distinctes, mais on ne peut compter tous les chromosomes parce qu'ils se cachent les uns les autres. A ce même stade, vu de face ou plutôt un peu obliquement, les deux plaques se projettent l'une à côté de l'autre, en bonne position pour permettre la numération de tous leurs chromosomes, et il y a entre elles un espace suffisant pour que, avec un objectif fort (immers. homog. de 1/18e), on ne voie aucun élément de l'une quand l'autre est au point. Dans une bonne préparation, on doit : 1° reconnaître à un grossissement moyen que l'on a affaire à une seule cellule ; 2° constater dans cette cellule les deux plaques équatoriales ; 3° constater, à un grossissement fort, que les plaques se présentent en face. On examine alors la plaque supérieure, et l'on compte ses éléments, puis on abaisse l'objectif (une fraction de tour de vis), on perd la plaque de vue ; on abaisse un peu plus, et on trouve la deuxième plaque dont on compte les éléments sans confusion possible.

Dans ces cas, j'ai toujours trouvé de 16 à 19 chromosomes, et la moyenne de nombreuses observations est exactement de 18.

Lorsqu'on a compté les chromosomes dans ces cas très évidents, on peut se rendre compte que le nombre est le même dans les mitoses au stade d'anaphase vu de profil, qui sont de beaucoup plus nombreuses.

Les chromosomes des plaques vues de face garnissent en effet un champ circulaire ; il y en a 10 à 12 formant un cercle périphérique et 6 à 8 dans l'intérieur. Il résulte de là que, de profil, on doit voir la moitié des chromosomes formant le cercle périphérique, soit 5 à 6. Or, il en est précisément ainsi, d'une manière constante. Pour neuf chromosomes, on ne devrait en voir que 3 ou 4, ce qui n'a jamais lieu.

Boveri jugera, je l'espère, que, dans ces conditions, on ne saurait songer à invoquer une anomalie, car c'est sur des dizaines d'œufs que j'ai fait la numération directe sur la plaque vue de face et sur des centaines que je l'ai faite indirectement sur la plaque vue de profil, *sans rencontrer un cas douteux*.

La seule chose que l'on puisse objecter, c'est que, n'ayant pas constaté l'émission des deux globules polaires, je ne puis affirmer que l'œuf soit réduit. Il me semble que l'aspect du pronucleus femelle suffit à ceux qui ont l'habitude de ces observations, surtout étant donné que l'aspect du noyau dans l'œuf soumis à la fécondation ne se modifie plus jusqu'à l'apparition de la première segmentation.

Expériences sur *Asterias glacialis*

Parthénogénèse expérimentale

Avant d'aborder l'examen de mes expériences, je dois donner certaines explications nécessaires pour éviter des discussions sur la confiance que méritent les résultats obtenus.

L'œuf de l'Astérie pouvant, comme je le montrerai plus loin, commencer dans certains cas à se développer par parthénogénèse naturelle, j'ai été amené à prendre des précautions toutes particulières pour éviter la fécondation accidentelle. Ces précautions sont telles que je puis affirmer que les développements naturels ou expérimentaux observés dans nos expériences sont parfaitement parthénogénétiques et excluent toute possibilité de fécondation accidentelle [1].

[1] Voici comment je procède.

Les mains de l'opérateur et de son aide sont lavées au savon, puis à l'eau de pluie et séchées avec un essuie-mains qui ne sert qu'à cet usage. Les vases et les instruments (pinces, ciseaux, pipettes) sont lavés soigneusement à l'eau de pluie puis flambés ou bouillis dans l'eau ; les caoutchoucs des pipettes sont immergés plusieurs minutes dans l'eau bouillante.

L'eau de mer qui servira aux expériences a été chauffée entre 60 et 80°, ramenée à sa concentration normale par addition d'eau distillée après refroidissement ; elle est conservée dans des bonbonnes bouchées. L'Astérie, prise dans un bassin par l'aide, est immergée pendant quelques minutes dans un grand baquet d'eau de pluie et l'un de ses bras est sectionné *sous l'eau de pluie* d'un coup de ciseaux à sa base. Si, après la section, on reconnaît que l'animal était un mâle, l'eau du baquet est changée, les ciseaux sont stérilisés de nouveau et l'on recommence. Si c'est une femelle, l'aide, présente à l'opérateur le bras, *sans le sortir de l'eau de pluie,* et l'opérateur saisit l'une après l'autre les deux glandes, *sous l'eau de pluie,* avec des pinces et les dépose dans une cuvette pleine d'eau distillée où elles séjournent exactement deux minutes, pour être de là transportées dans l'eau de mer stérilisée où elles sont dilacérées avec des instruments stérilisés.

Jamais ni mâle ni sperme, ni instrument ayant touché du sperme n'est apporté au voisinage de la table où sont les cuvettes des œufs en expérience. Quand il y a des fécondations à faire, elles sont faites loin de là. Les mâles et leurs produits ne sont maniés, et avec les précautions nécessaires, que par l'aide. L'opérateur prend la goutte du liquide fécondant avec une pipette qui, immédiatement après, est immergée dans l'eau de pluie et ne servira plus que le jour suivant, après lavage et stérilisation par la chaleur.

A titre de contrôle, l'expérience suivante a été faite. Une glande d'Astérie est saisie au moyen de pinces, sans précautions, dans l'eau de mer où vivent les sexes mélangés; elle est arrosée de sperme, puis immergée dans une cuvette d'eau distillée où elle reste deux minutes et portée de là dans l'eau de mer stérilisée où elle est dilacérée : aucun de ses œufs n'a donné de blastule.

Enfin, quand on compare le développement des œufs fécondés avec celui des œufs à parthénogénèse expérimentale, on constate des différences qui ne permettent pas de les confondre. Les œufs fécondés subissent une segmentation régulière, rapide, qui

L'aptitude des œufs d'Astérie à se développer sans fécondation, soit expérimentalement, soit naturellement, est très variable. Telle Astérie donne des œufs à tendance parthénogénétique accentuée, telle autre est rebelle à la parthénogénèse. Je n'ai jamais réussi à obtenir des résultats constants. Avec le même traitement, deux, trois, cinq expériences ne donnent que des résultats faibles ou nuls, puis, brusquement, une donne des résultats positifs. Et il est à remarquer que, lorsque les témoins montrent une tendance plus accentuée vers la parthénogénèse, c'est alors précisément que les traitements expérimentaux réussissent le mieux, ce qui n'est que très naturel. Mais les explications données ci-dessus interdisent absolument d'interpréter cela par une fécondation accidentelle. Il y a dans les œufs ou hors d'eux des conditions encore indéterminées qui se traduisent par une tendance très inégale à se développer parthénogénétiquement soit naturellement, soit à la suite de traitements appropriés [1].

D'ailleurs, la tendance parthénogénétique n'aboutit, en dehors des

les conduit en 20 heures au stade de blastula libre, nageante ; tandis que dans la parthénogénèse artificielle, le développement est beaucoup plus lent. Après 20 heures, dans les meilleures conditions, ils sont seulement au stade morula et ne donnent de blastules nageantes que le jour suivant.

En outre, la marche de la segmentation est toute autre, comme nous le verrons, dans la parthénogénèse expérimentale, qu'après la fécondation normale ; en sorte qu'aucune confusion n'est possible si l'on prend soin d'examiner les œufs à des intervalles assez rapprochés.

[1] Ces conditions n'ont pas encore été précisées, mais il est facile de deviner qu'elles tiennent à l'état de maturité de l'œuf. Je ne parle pas ici de la maturation spécifique par émission des globules polaires, mais de l'état général qui fait qu'un œuf est à point ou non par cette maturation spécifique. Voici deux Astéries dont on dilacère les œufs dans l'eau. Sous l'action de l'eau de mer, les œufs de l'une et de l'autre entrent en maturation, et quelques heures plus tard ont les uns et les autres émis leurs deux globules. Cependant l'une eût fait sa ponte normale demain peut-être, l'autre dans deux ou trois semaines seulement. La maturation provoquée par l'eau de mer est donc plus ou moins hâtive, plus ou moins forcée, et cela doit se traduire dans les œufs par des aptitudes différentes, au moins quantitativement. Cette différence se révèle par le fait que la maturation par l'eau de mer se fait plus ou moins vite selon les œufs, variant de 1 heure à 4 heures environ. Comment s'étonner dès lors que parmi des œufs pris au hasard, ceux d'une expérience aient une tendance à la parthénogénèse tandis que les autres se montrent rebelles à tous les agents ? J'ai constaté que les œufs de la fin de la ponte, ceux qui sont restes longtemps dans l'ovaire après avoir atteint le moment où un séjour de 1 heure dans l'eau de mer aurait suffit pour les mûrir, ont une plus grande tendance à la parthénogénèse naturelle et sont plus sensibles aux réactifs déterminant la parthénogénèse expérimentale.

traitements expérimentaux, qu'à des résultats très maigres. Le plus souvent les témoins ne montrent, dans les deux ou trois jours que dure une expérience, aucune segmentation vraie ; ou bien on en trouve quelques-unes ; parfois on observe jusqu'à 2, 3, et même 6 % de segmentations. Mais ces segmentations, toujours tardives, ne dépassent guère le stade morula à une trentaine de cellules. Il est très exceptionnel que l'on rencontre des blastules creuses et à nombreuses cellules ; plus encore que l'on obtienne quelques très rares blastules nageantes. Ce développement parthénogénétique naturel se fait d'ailleurs avec la lenteur caractéristique et ne peut être confondu avec celui des œufs fécondés. Par un traitement approprié, j'obtiens de 5 à 80 % de segmentations dont un nombre variable jusqu'à 100 % atteignent le stade de blastule nageante. Les cas de grande réussite de parthénogénèse expérimentale coïncident presque toujours avec ceux où la parthénogénèse naturelle est la plus accentuée, mais l'énorme disproportion entre le tant pour cent de réussites naturelles et celui des réussites expérimentales ne laisse aucun doute quant à la réalité de l'action de l'agent mis en œuvre.

Pour tenir compte de ces particularités, dans toutes les expériences sur l'action comparée des conditions diverses, j'ai toujours employé les œufs d'un même animal et même d'une même paire de glandes bien mélangés et traités simultanément.

Toutes ces explications sont d'autant plus nécessaires qu'il manque ici un critérium qui existe chez les Oursins et qui est généralement considéré comme pathognomonique : celui de la *membrane vitelline*.

En général on admet, et cela est vrai pour l'Oursin en particulier, que l'œuf non fécondé est nu ou n'a qu'une membrane insignifiante, et que cette membrane, qui servira à maintenir les blastomères rapprochés pendant la segmentation se forme, par l'action du premier spermatozoïde, immédiatement après son entrée (sauf les cas de polyspermie), de manière à fermer le passage aux spermatozoïdes ultérieurs. Chez l'Astérie, il en est autrement : les œufs segmentés

montrent une forte membrane vitelline, aussi bien lorsqu'ils proviennent de la parthénogénèse artificielle ou naturelle que lorsqu'ils proviennent de la fécondation[1].

Cette membrane est d'ailleurs facile à mettre en évidence *sur tous les œufs* non seulement non fécondés, mais même non mûrs au moyen de l'eau distillée qui la gonfle, éclaircit le cytoplasme et la fait apparaître avec une netteté parfaite. On discutera si l'on veut sur la nature intime de cette membrane, on contestera si l'on veut qu'elle soit homologue à la membrane vitelline des œufs fécondés, on dira qu'elle ne doit rien au spermatozoïde ou au lininogène. Cela ne vous intéresse point pour le moment et n'empêche pas que la présence d'une membrane, ne différant en rien par l'aspect de la membrane vitelline des œufs fécondés, se rencontre autour des œufs segmentés d'origine parthénogénétique.

Par contre, si le contrôle de la membrane vitelline fait défaut, un critérium excellent est fourni par la différence des processus de segmentation dans la parthénogénèse expérimentale et la fécondation. Dans celle-ci, chaque division nucléaire est suivie d'une division cellulaire. On voit la tache claire qui représente le noyau se dédoubler, les deux taches claires s'écarter, puis la cellule se diviser entre elles. Dans celle-là, on voit se former dans le cytoplasme des taches claires multiples, jusqu'à une douzaine et parfois plus, qui sont autant de noyaux, avant que le cytoplasme commence à se diviser. Norman et T.-H. Morgan ont fait connaître le phénomène de la multiplication des figures astéroïdes et de la dislocation des chromosomes qui se répartissent entre elles. Bien que leurs conditions expérimentales fussent passablement différentes des conditions actuelles, le même phénomène se passe ici et est très reconnaissable sur l'œuf vivant. Quand donc on a vu 50 à 60 % de ces multiplications nucléaires et que le lendemain on trouve 40 à 50 % de segmentations, on peut être certain que celles-ci sont parthénogénétiques. Cette multiplication

[1] Loeb a eu raison d'objecter cette membrane à Viguier dans sa discussion avec ce dernier, en ce qui concerne les Oursins ; il ne pourrait le faire pour l'Astérie.

nucléaire précédant la division cellulaire s'observe aussi chez l'Oursin.

Tout cela étant bien compris, je passe aux expériences.

Action des solutions salines hypertoniques

J'ai obtenu de nombreuses blastules en plaçant les œufs pendant une heure dans l'eau de mer dont la moitié de ses sels avait été remplacée par *KCl* ou par *NaCl*, de manière à ce que sa concentration moléculaire fût portée de 0,520 à 0,730. $MgCl^2$ m'a donné de moins bons résultats, sauf dans un cas où il a égalé *KCl*. Je n'insiste pas ici sur ces expériences qui confirment simplement celles de Loeb sur les Oursins et les Annélides, parce qu'elles tirent leur signification d'une particularité que je ferai connaître plus tard.

Action de la chaleur seule

On n'a jusqu'ici déterminé la parthénogénèse qu'au moyen d'actions chimiques. Les expériences dont il est ici question montrent qu'un agent purement physique, la chaleur, peut la déterminer aussi : si les ovaires sont dilacérés au sortir de l'eau distillée dans l'eau tiède à 20-35°, on peut obtenir des morules et des blastules nageantes en nombre parfois considérable [1].

Mais la chaleur a une action bien plus marquée lors qu'elle est

[1] Voici les résultats d'une expérience très réussie :

Eau à 40°	Segm.	0	La plupart ont atteint le stade de blastula ciliée
35°	—	4 %	
30°	—	25 %	
25°	—	26 %	
20°	—	23 %	

Dans aucune autre expérience de ce genre, je n'ai obtenu des résultats aussi beaux. Mais la valeur absolue des chiffres doit être commentée, car, dans cette même expérience, les témoins restés à 15-18° ont donné 6 % de segmentations, dont fort peu d'ailleurs sont arrivés au stade de blastula. Ces œufs avaient donc une forte tendance à la parthénogénèse naturelle. Dans la même expérience, faite avec des œufs dont les témoins auraient donné comme d'ordinaire environ 1 % de segmentations, le quantième des segmentations dans l'eau tiède eût été environ 5 fois plus faible.

Dans une autre expérience, avec 35°, j'obtiens 35 % de belles morules dont 2 % seulement deviennent blastules, les témoins n'ayant donné aucune morule ni blastule.

appliquée pendant le processus de maturation et non, comme ci-dessus, avant que la maturation ait commencé.

Les œufs sont recueillis, avec les précautions indiquées, dans de l'eau à la température extérieure (15° à 17°). Ils y entrent bientôt en maturation et, entre le moment où la vésicule a commencé à s'estomper et l'apparition du premier globule polaire, ils sont placés dans de l'eau tiède (28 à 35°, la température extérieure étant 15 à 17°). Le lendemain bon nombre d'entre eux (12 à 36 °/₀) ont formé de belles morules, dont un certain nombre deviennent des blastules ciliées et nageantes, tandis que les témoins et ceux chez lesquels la chaleur a été appliquée avant le commencement de la maturation ou après l'apparition des globules, ne montrent qu'un nombre insignifiant de segmentations tardives et pour la plupart imparfaites, n'atteignant que très exceptionnellement le stade de blastule [1].

[1] Dans une expérience avec des œufs portés à 28°, 70 minutes après la sortie de l'ovaire, j'obtiens 18 °/₀ de segmentations, tandis que les témoins restés à 15°-17° et ceux portés à 18°, 45 minutes après la sortie de l'ovaire, lorsque le vésicule a commencé à peine à se plisser, ne donnent que 3 à 4 °/₀₀ de mauvaises segmentations tardives.

Dans une autre expérience, j'obtiens les résultats suivants :

Œufs au même état que dans l'expérience précédente.

25°.....	20 °/₀ de segmentations dont	4 °/₀	parfaites
28°.....	25 °/₀ —	6 °/₀	—
31°.....	40 °/₀ —	12 °/₀	—
35°.....	40 °/₀ —	12 °/₀	—

Œufs à maturation un peu plus avancée, le premier globule commençant à apparaître dans quelques-uns.

25°.....	40 °/₀ de segmentations dont	12 °/₀	parfaites
28°.....	40 °/₀ —	15 °/₀	—
31°.....	60 °/₀ —	40 °/₀	—
35°.....	50 °/₀ —	25 °/₀	—

Les témoins ont donné 6 à 7 °/₀ de segmentations imparfaites dont moins de 1 °/₀ parfaites.

Dans une 3e expérience, j'obtiens avec :

Œufs comme dans la dernière série ci-dessus :

35°..... 35 °/₀ de segmentations, toutes parfaites.

Témoins, quelques très rares segmentations toutes imparfaites.

Par segmentations parfaites, j'entends des morules à nombreuses cellules toutes nucléées et de forme régulière, sans résidu insegmenté, tandis que dans les segmentations imparfaites, la forme est irrégulière, les blastomères sont de taille inégale, beaucoup n'ont pas de noyau, et il y a un résidu insegmenté plus ou moins important.

Cependant il est à noter que parmi ces morules dites parfaites, une fraction seulement, variable suivant les cas, arrive au stade de blastule ciliée nageante.

C'est par un à-coup, un choc, une action courte et brusque, que la chaleur agit dans ces circonstances et non, comme on pourrait le croire, par cette action adjuvante, lente et persistante qu'elle exerce sur la plupart des phénomènes biologiques. Elle produit, en effet, ici, ses meilleurs effets lorsqu'elle est appliquée pendant un temps court et à un degré qui tuerait les œufs si son action était plus prolongée. La cuvette d'eau tiède contenant les œufs doit être aussitôt abandonnée au refroidissement naturel ou même accéléré par une immersion dans un courant d'eau à la température ordinaire.

Action de HCl seul

L'acide chlorhydrique provoque le développement parthénogénétique lorsqu'il est employé à dose très faible. La dose la plus favorable est de 1 à 2 centigrammes par 100 grammes, soit : $\frac{1 \text{ à } 2}{10\,000}$. A cette dose il neutralise la légère alcalinité de l'eau de mer et lui communique une très légère acidité, tout juste appréciable au papier de tournesol. Son action est surtout favorable, comme pour les autres réactifs, pendant le processus maturatif, mais on peut aussi bien l'appliquer avant la maturation, car il n'empêche pas celle-ci de commencer [1].

Chaleur + HCl

L'action combinée de la chaleur et de *Hcl* cumule les effets des deux agents, et j'ai pu, dans une expérience, obtenir 60 °/₀ de morules dont

[1] Voici le détail d'une expérience :

Après 1 heure de séjour dans l'eau de mer normale, les œufs sont placés dans des liquides contenant, pour 100cmc d'eau de mer, le 1er 1/4 de goutte, le 2e 1/7, le 3e 1/10, le 4e 1/20. Tous ont donné environ 50 °/₀ de blastules. Le résultat est à peu près le même pour une moitié des œufs laissés dans l'eau acide et pour une autre moitié reportée dans l'eau de mer naturelle.

Lœb a obtenu des résultats anologues chez *Chætopterus* avec des solutions de 1/3 à 1 pour 10 000. Ici comme dans une des expériences précédentes, les œufs avaient une tendance exceptionnelle à la parthénogénèse naturelle, car toutes les expériences tentées avec les mêmes œufs donnèrent une proportion très forte de réussites.

J'insiste encore sur l'impossibilité d'admettre une fécondation accidentelle, car la multiplication nucléaire précédent la division de l'œuf a été, dans cette expérience, particulièrement nette avec les liquides salins.

50 % ont donné des blastules, et dans une autre expérience particulièrement favorable, obtenir presque 100 % de blastules nageantes [1].

Chaleur + solutions salines

Des œufs sont reçus, au sortir de la glande, dans l'eau de mer à des températures variant de 20 à 40°; ils y sont abandonnés trois heures, puis divisés en deux lots, dont l'un reste dans l'eau de mer, tandis que l'autre est placé pendant une heure dans un mélange contenant une partie égale d'eau de mer et d'une solution de *KCl* dans l'eau distillée, élevant la concentration moléculaire du mélange à 0,722, puis reporté dans l'eau de mer.

Tous ont donné des blastules, sauf ceux chauffés à 40° degrés; mais dans chaque groupe, le lot traité par la chaleur seule a donné notablement moins de blastules que celui traité par la chaleur puis par la solution saline [2].

[1] Dans cette dernière expérience, les témoins avaient donné un quantième de blastules relativement élevé; mais dans la première avec 60 % de morules et 50 % de blastules, les témoins n'en avaient fourni aucune. Dans les deux expériences, la température était 35° et la solution employée était eau de mer 100cmc + *HCl* 1/5 de goutte. C'est la dose à laquelle je me suis arrêté comme donnant les meilleurs résultats. Il est à remarquer que *HCl* m'a donné ici des résultats aussi beaux ou plus beaux que les réactifs salins à la concentration des expériences précédentes. Dans la première expérience, *KCl* n'a donné, avec les mêmes œufs, portés au moment propice à la température de 33° que 12 % de morules et 4 % de blastules. Dans la seconde *KCl* a donné aussi presque 100 % de blastules et *NaCl* un peu moins.

[2] Voici les chiffres de l'expérience :

Les nombres dans les colonnes donnent le % des blastules

Température	Chaleur seule	Chaleur + *KCl*
40°	0	1 %
35°	4 %	4 %
30°	25 %	40 %
25°	26 %	40 %
20°	23 %	30 %

Ici encore, les œufs étaient très favorables, les témoins ayant donné jusqu'à 6 % de blastules. Cela n'a rien de bien étonnant, d'ailleurs, car ces témoins étaient dans de l'eau à 15°5 dont la température a monté à 18° dans le courant de la journée. Entre 18° et 20°, la différence n'est pas grande, et si la supériorité de ceux traités à 20° sur ceux arrivés à 18° est si forte, c'est à mon avis moins à cause de la différence de température qu'en raison de la différence du mode d'action : dans les témoins la température s'est lentement élevée à 18° et il n'y a pas eu ce *coup de chaleur* qui, à mon avis, est le facteur le plus important,

Solutions salines + HCl

L'action d'*HCl* s'ajoute à celle des solutions salines, ce qui prouve qu'elle n'est pas de même nature, rien ne pouvant être ajouté, de même nature, à un procédé employé à son optimum [1].

Chlorure de manganèse

Des considérations théoriques fondées sur le rôle que Bertrand a assigné au manganèse dans les ferments oxydants m'avaient porté à penser que peut-être les sels de ce métal pourraient déterminer la parthénogénèse expérimentale. L'expérience a justifié ces prévisions et montré que ces sels ont une action spécifique beaucoup plus énergique que celle des sels des métaux alcalins [2].

Avec le *Strongylocentrotus* je n'ai obtenu, dans les deux séries d'expériences que j'ai eu le temps de faire, que des résultats assez médiocres, ce que j'attribue à la qualité des œufs et à la température qui s'était brusquement refroidie. Mais, ici comme toujours, c'est à la comparaison des résultats qu'il faut s'attacher et non à leur valeur absolue. Dans ces expériences, avec des mélanges dans lesquels une partie de l'eau de mer était remplacée par une certaine quantité de $MnCl^2$ en solution normale ou diluée, de manière à ce que la concentration totale fût supérieure ou seulement égale à celle de l'eau de mer, j'ai obtenu jusqu'à 15 % de segmentations commençantes. La plupart ne dépassèrent pas un stade à douze cellules ; dans deux vases seulement, elles atteignirent le stade morula.

Le froid sans doute les empêcha de progresser.

[1] Je n'ai fait que deux expériences sur ce sujet, l'une sans aucun succès, l'autre ayant donné quelques segmentations assez belles (mais dont aucune n'atteignit le stade blastule), tandis que tous le reste, témoins et œufs traités par la solution saline non acidifiée, n'avait rien donné.

La solution était : parties égales d'eau de mer et d'une solution de *KCl* dans l'eau distillée élevant à 0,722 la concentration du mélange ; un lot était placé dans cette solution, l'autre dans la même solution, mais acidifiée avec 1/10 000 d'*HCl*. L'expérience était faite à la température ordinaire.

[2] Malheureusement cette idée m'est venue au moment où diverses circonstances m'obligeaient à interrompre mes recherches, et je n'ai pu donner aux expériences toute l'extension et toute la variété que j'aurais désiré. J'ai étudié seulement le chlorure de manganèse, et j'aurais voulu pouvoir étudier comparativement non seulement les autres sels de ce métal, mais les sels des métaux voisins, en particulier du fer.

Le fait suivant semble en donner la preuve. Dans l'un des vases je fis deux parts dont une fut portée à 34°. Dans la première non chauffée, il n'y eut aucune segmentation ; dans la seconde il y en eut 10 à 12 %.

Or, dans ces mêmes expériences, les témoins et des œufs traités par la solution optima, eau de mer + *KCl*, ne donnèrent *pas une* segmentation [1].

[1] Dans la première série, j'ai employé des mélanges légèrement plus concentrés que l'eau de mer et modérément riches en manganèse :

$$\left.\begin{array}{l} Sm\ldots\ldots\ 0{,}416 \\ MnCl^2\ldots\ 0{,}160 \end{array}\right\}\ 0{,}576 \quad \text{et} \quad \left.\begin{array}{l} Sm\ldots\ldots\ 0{,}364 \\ MnCl^2\ldots\ 0{,}240 \end{array}\right\}\ 0{,}604$$

qui m'ont donné 2 à 3 % de segmentations ;

$$\left.\begin{array}{l} Sm\ldots\ldots\ 0{,}468 \\ MnCl^2\ldots\ 0{,}080 \end{array}\right\}\ 0{,}548,$$

moins concentré et moins riche en manganèse, n'a point déterminé de développement ; et ceux plus concentrés et plus riches en manganèse :

$$\left.\begin{array}{l} Sm\ldots\ldots\ 0{,}312 \\ MnCl^2\ldots\ 0{,}320 \end{array}\right\}\ 0{,}632, \quad \left.\begin{array}{l} Sm\ldots\ldots\ 0{,}260 \\ MnCl^2\ldots\ 0{,}400 \end{array}\right\}\ 0{,}660$$

ont détérioré les œufs.

Dans la seconde série, j'ai employé des mélanges divers ayant une teneur variable en manganèse, avec une concentration moléculaire un peu inférieure à celle de l'eau de mer naturelle :

$$\left.\begin{array}{l} Sm\ldots\ldots\ 0{,}312 \\ MnCl^2\ldots\ 0{,}200 \end{array}\right\}\ 0{,}512; \quad \left.\begin{array}{l} Sm\ldots\ldots\ 0{,}208 \\ MnCl^2\ldots\ 0{,}300 \end{array}\right\}\ 0{,}508$$

$$\left.\begin{array}{l} Sm\ldots\ldots\ 0{,}104 \\ MnCl^2\ldots\ 0{,}400 \end{array}\right\}\ 0{,}504; \quad \left.\begin{array}{l} Sm\ldots\ldots\ 0{,}000 \\ MnCl^2\ldots\ 0{,}500 \end{array}\right\}\ 0{,}500.$$

Le dernier mélange détériora les œufs. Le premier ne donna aucune segmentation à la température ordinaire, mais une part de ce mélange, portée à 34° puis abandonnée au refroidissement naturel, donna 10 à 12 % de segmentations qui progressèrent jusqu'au stade à 12 cellules, puis s'arrêtèrent, la température étant redevenue égale à celle de la salle (18°). Les deux autres mélanges donnèrent, l'un comme l'autre, 2 à 3 % de segmentations.

Un mélange riche en manganèse et à concentration sensiblement inférieure à celle de l'eau de mer

$$\left.\begin{array}{l} Sm\ldots\ldots\ 0{,}104 \\ MnCl^2\ldots\ 0{,}328 \end{array}\right\}\ 0{,}432$$

donna aussi 2 à 3 % de segmentations; mais un autre avec concentration très inférieure

$$\left.\begin{array}{l} Sm\ldots\ldots\ 0{,}000 \\ MnCl^2\ldots\ 0{,}328 \end{array}\right\}\ 0{,}328$$

donna des segmentations nombreuses, il est vrai, mais très déformées et incapables de fournir des larves viables.

Les mélanges à concentration supérieure :

$$\left.\begin{array}{l} Sm\ldots\ldots\ 0{,}156 \\ MnCl^2\ldots\ 0{,}492 \end{array}\right\}\ 0{,}648; \quad \left.\begin{array}{l} Sm\ldots\ldots\ 0{,}104 \\ MnCl^2\ldots\ 0{,}574 \end{array}\right\}\ 0{,}678$$

ont donné des résultats très supérieurs à ceux de la première série.

Ils fournirent, le premier 12 à 15 %, le second 5 à 6 % de segmentations dont beaucoup atteignirent le stade morula, résultats remarquables en présence de la faible teneur des mélanges en eau de mer naturelle.

Des Oursins auxquels j'avais injecté la veille, dans la cavité générale, une solution de $MnCl^2$ ont fourni des œufs qui, placés simplement dans l'eau de mer, ont donné une

Les expériences avec *Asterias* ont donné des résultats beaucoup plus accentués.

Des mélanges contenant une quantité notable de $MnCl^2$, avec une concentration totale voisine de celle de l'eau de mer ou notablement inférieure à celle-ci, ont donné de 20 à 95 % de segmentations, dont beaucoup, il est vrai, irrégulières et probablement non viables, mais 5 % tout à fait belles, régulières, nullement différentes de celles obtenues par fécondation; et, en acidulant les mêmes liquides avec 1/10 000 de *HCl*, les résultats ont été très fortement améliorés pour les mélanges à concentration voisine de celle de l'eau de mer, au point de porter à 40 ou 45 % le nombre des segmentations irréprochables ayant atteint les stades de blastula ou de gastrula complètement invaginée. Ces chiffres sont d'autant plus significatifs que les œufs témoins et ceux traités par la solution optima (eau de mer + *KCl*) n'ont pas donné une seule segmentation régulière et viable [1].

Il résulte de là que *Mn* montre une activité tout à fait remarquable comme agent de la parthénogénèse ; et cela d'autant plus que n'ayant

proportion considérable (60 %) de segmentations, dont un petit nombre seulement étaient régulières.

Ceux auxquels j'avais injecté le liquide dans la glande génitale même n'ont fourni que peu de segmentations, toutes très irrégulières. L'injection avait déterminé la mort de l'animal. Il y aurait lieu de suivre cette idée en variant les conditions expérimentales.

[1] J'ai employé les mélanges suivants :

Sm..... 0,260 $MnCl^2$... 0,082	0,342	a donné	20 %	de segm. dont	5 %	irréprochables.	
Sm..... 0,260 $MnCl^2$... 0,164	0,424	—	95 %	—	3 %	—	
Sm..... 0,260 $MnCl^2$... 0,246	0,506	—	80 %	—	5 %	—	
Le même acidulé		—	80 %	—	15 %	—	
Sm..... 0,260 $MnCl^2$... 0,328	0,588	—	80 %	—	5 %	—	
Le même acidulé		—	80 %	—	45 %	—	
Sm..... 0,260 $MnCl^2$... 0,400	0,660	1 ou 2 % ; le reste détérioré.					

Une autre série a donné des résultats moins bons mais parallèles, sauf que la dernière solution a permis 20 % de segmentations dont 5 % absolument irréprochables et s'est montré égal ou supérieur aux autres mélanges.

Les témoins de la première série ont donné 15 % de segmentations toutes très irrégulières et dont aucune n'était viable. Ceux de la deuxième série n'ont fourni aucune segmentation, pas plus que les œufs traités au *KCl*.

pas eu le temps de poursuivre ces expériences aussi loin qu'il aurait fallu, je n'ai pu déterminer les conditions optima de son action.

Influence de l'état de maturation

Une expérience très caractéristique par ses résultats met en évidence l'influence de l'état de maturation.

Des œufs d'*Asterias*, placés dans l'eau de mer additionnée d'une quantité égale d'une solution de *KCl* élevant à 0,660 la concentration moléculaire du mélange, ont donné :

Ceux placés dans le liquide avant toute maturation 20 % de blastules
— — à l'apparition du 1er globule 95 % —
— après — 2e — 5 % —

Et ces nombres sont d'autant plus significatifs que les témoins n'ont donné aucune segmentation normale[1].

*Chromosomes dans la parthénogénèse expérimentale d'*Asterias *et comparaison avec la parthénogénèse naturelle*

Asterias glacialis a dans ses cellules somatiques 18 chromosomes, tout comme les Oursins chez lesquels j'ai eu l'occasion de les compter (*Strongylocentrotus lividus* et *Echinus sphæra*). C'est dans les blastomères provenant de la fécondation normale que je les ai comptés. Les blastomères des morules ou blastules provenant de la parthénogénèse expérimentale ont aussi 18 chromosomes. Il sem-

[1] Cette expérience donna aussi des indications quant à la valeur relative de *KCl* et de $MgCl^2$ comme agents spécifiques, car dans $Mgcl^2$, à la concentration totale de 0,632, les mêmes œufs au même état n'ont donné que quelques rares segmentations. Voir aussi l'expérience de la page 308 qui montre que, par application de la chaleur (25 à 35°), tandis que des œufs à vésicule estompée, mais non disparue, ont donné 20, 25, 40 et 40 % de segmentations, les mêmes œufs, traités au moment où le premier globule commence à apparaître dans quelques-uns, ont donné respectivement 40, 40, 60, et 55 % de segmentations. Et si l'on compte seulement les segmentations complètes à nombreux blastomères bien égaux, capables de fournir des blastules normales, on trouve pour les premiers, 4, 6, 12 et 12 %, et pour les seconds, respectivement 12, 15, 40 et 25 %.

Dans une autre expérience, avec *HCl* à la température de 35°, où les témoins ni les œufs, trop peu ou trop avancés dans leur maturation, n'avaient donné aucune segmentation, j'ai obtenu 25 à 30 % de belles morules, au moyen des œufs traités 55 minutes après leur sortie de l'ovaire, au moment où la vésicule n'était presque plus visible, le premier globule polaire n'ayant encore point paru.

blerait donc que l'on soit en droit d'en tirer la même conclusion que pour *Strongylocentrotus*, savoir : que le nombre des chromosomes de l'œuf segmenté ne dépend pas du nombre des chromosomes que contenait l'œuf qui les a fournis, mais de la nature des cellules qui les contiennent (voir p. 301). Mais ici intervient une condition particulière qui mérite toute notre attention.

Il semble résulter de l'examen des expériences que les œufs qui se développent parthénogénétiquement, aussi bien quand ce développement est naturel que lorsqu'il est produit expérimentalement, *n'émettent qu'un globule polaire*, comme chez les animaux où la parthénogénèse naturelle est normale et fait partie du cycle évolutif. Comme c'est le second globule qui seul opère la réduction numérique (par rapport aux jeunes ovogonies avant la formation des groupes quaternes), il est dès lors tout naturel que les blastomères aient 18 chromosomes puisque l'œuf en avait 18. Il n'y a rien dans ce fait, aucune indication soit à l'appui de la *théorie de la permanence* de Rabl et de Boveri, puisque ce nombre 18 est le nombre normal des cellules somatiques, soit à l'appui de ma *théorie de l'autorégulation*, puisque ce nombre 18 est celui que possédait l'œuf qui a fourni les blastomères.

S'il en est vraiment ainsi, si les œufs à parthénogénèse expérimentale ont vraiment un seul globule polaire, l'agent quel qu'il soit qui produit la parthénogénèse agit par *inhibition de la formation du deuxième globule* et en plaçant ainsi l'œuf dans la condition de la parthénogénèse naturelle, chez les œufs où cette parthénogénèse est normale. Le deuxième globule joue le rôle du spermatozoïde en fournissant à l'œuf les éléments qui lui manquent après la maturation complète, éléments qui consistent non seulement dans une moitié de la chromatine nucléaire, mais aussi dans un ovocentre avec tout ce qui dépend de lui. On peut admettre en effet que l'atrophie de l'ovocentre et de ses dépendances, qui se produit, dit-on, après le deuxième globule, ne se produit pas quand ce globule ne se forme pas. Ce qui reste dans l'œuf, de l'ovocentre et de ses dépendances, après l'émis-

sion d'un seul globule, est double en effet de ce qui reste après l'émission des deux globules, et l'atrophie de ce reste, concevable lorsqu'il consiste en un résidu égal au quart seulement de l'élément complet, peut fort bien ne pas se produire quand ce reste en représente la moitié.

Dans ce cas, l'évolution de l'ovocentre et de la substance, qui forme autour de lui les figures astéroïdes observées par Norman et T.-H. Morgan, s'expliquerait d'une façon beaucoup plus simple que lorsqu'on croyait ne pouvoir l'interpréter que par le réveil fonctionnel d'une partie atrophiée et normalement incapable de fonctionner.

Mais je dois dire que l'inhibition du second globule, certaine dans la grande majorité des cas, n'est pas certaine dans tous.

Deux moyens se présentent à l'esprit pour vérifier ce qu'il en est : 1° l'observation directe, de chaque cas individuel, 2° la statistique des globules dans le lot d'œufs soumis à l'agent expérimental.

Malheureusement, aucun des deux n'est susceptible de donner la démonstration absolue.

Le premier moyen consiste dans la numération des globules polaires dans les œufs en segmentation. On fait développer des œufs parthénogénétiquement, et quand ils ont commencé à entrer en segmentation, on compte les globules polaires. Dans la très grande majorité des cas, lorsque le globule est visible, on n'en trouve qu'un. Mais dans les cas où la position de l'œuf ne permet pas de le voir, on ne peut dire s'il y en a un ou deux. Dans un très petit nombre de cas, on voit nettement deux globules sur l'œuf ayant commencé à se segmenter. Mais, étant donné la rareté de ces cas, on est autorisé à se demander si ces deux globules, qui sont toujours côte à côte ne proviennent pas de la division du premier : une seule fois j'ai cru voir deux globules dont l'un double.

Mais, malheureusement le globule n'est visible que sur les segmentations très peu avancées. Parmi ces dernières, nous avons vu qu'un certain nombre cesse de se développer, car le nombre des morula est toujours moindre que celui des segmentations, jeunes et celui des

blastules moindre que celui des morules. Il y aurait intérêt à savoir si ces embryons à deux globules sont de ceux qui ne poursuivent pas leur développement. Or, quand la segmentation est avancée, les globules ont disparu.

Le moyen statistique consiste à examiner s'il y a un ou deux globules dans l'ensemble du lot soumis à l'action des agents, soit avant, soit après leur action. Dans un grand nombre d'expériences j'ai soumis les œufs à l'action des agents lorsque la segmentation fut assez avancée pour que la formation du premier globule fût commencée, mais avant que celle du deuxième le fût. Dans la très grande majorité des cas, en suivant les œufs pendant la segmentation, on constate qu'un globule apparaît, mais un seul. L'action inhibitrice des agents déterminant la parthénogénèse semble incontestable[1].

Enfin, dans plusieurs expériences, j'ai soumis à l'action des agents des œufs trois à quatre heures après la sortie de l'ovaire et lorsque tous ou presque tous montraient les deux globules. Dans ces cas, je n'ai jamais obtenu qu'un petit nombre de segmentations, et il est possible qu'elles provinssent des rares œufs qui se trouvaient n'avoir émis qu'un globule.

Il y aurait intérêt à suivre un œuf sous le microscope pendant tout le temps de son évolution. Je n'ai pas eu le temps de le tenter, mais je compte le faire à la prochaine occasion[2].

Il faut remarquer d'ailleurs qu'il n'y a pas antinomie absolue dans le fait que la parthénogénèse se fait tantôt avec un, tantôt avec deux globules, puisque dans la parthénogénèse naturelle on sait qu'il peut en être ainsi chez divers animaux.

[1] L'eau chaude (jusqu'à 35 à 39), *HCl* faible (à 1 10 000) n'empêchent pas la sortie du premier globule ; *HCl* fort (à 2 10 000) et les solutions salines à la concentration optima pour la parthénogénèse (0,760) inhibent dans presque tous les œufs la sortie du premier globule.

[2] Il faut s'attendre à perdre beaucoup de temps à cette observation, car de nombreuses expériences ne donnent aucune réussite, et dans celles qui réussissent, il y a un important *quantum* d'œufs qui ne se développent pas, en sorte qu'on a toute chance d'être obligé de suivre un grand nombre d'œufs avant d'aboutir à un résultat.

Je n'ai jamais observé la rentrée d'un globule déjà sorti, mais mes observations sur ce point n'ont pas été assidues.

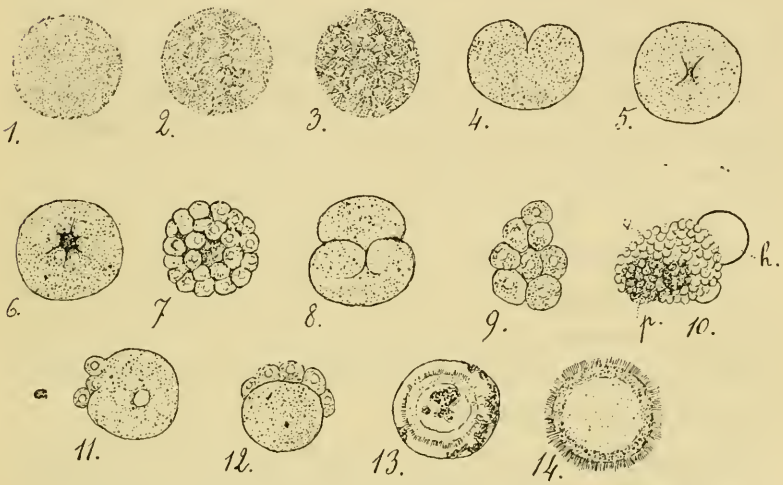
En résumé, chez *Asterias*, il est certain qu'un très grand nombre des œufs qui se développent par parthénogénèse expérimentale n'émettent qu'un seul globule polaire. Mais cela n'est pas général chez tous les Échinodermes, puisque chez l'Oursin les agents analogues déterminent la parthénogénèse sur des œufs ayant parachevé leur maturation. Il est possible que chez *Asterias* les œufs ayant émis leurs deux globules ne puissent plus se développer parthénogénétiquement, mais cela n'est pas certain. Il n'y aurait rien d'étonnant à ce que la parthénogénèse soit possible pour les œufs d'Astérie à deux globules, dans des conditions exceptionnelles non encore déterminées, puis qu'il en est ainsi dans les conditions normales chez un animal voisin, l'Oursin. La différence peut tenir à une cause minime modifiable expérimentalement.

Phénomènes histologiques déterminés par les agents de la parthénogénèse

Les phénomènes qui précèdent la segmentation de l'œuf se développant par parthénogénèse expérimentale ont été décrits par Norman et par Morgan. L'observation des œufs développés dans une expérience, soit à l'état vivant, soit après coloration, permet de reconnaître que, malgré la différence des agents employés, les phénomènes sont sensiblement les mêmes. Morgan a décrit, d'après des coupes, la formation de nombreux asters qui se répandent dans l'œuf et disloquent les chromosomes du noyau pour se les partager. En observant vivants les œufs de mes expériences, on voit d'abord (fig. 1), dans chaque œuf, une tache claire unique qui est le noyau. Bientôt (quelques heures après que les œufs ont été reportés dans l'eau de mer normale), cette tache nucléaire est remplacée par plusieurs autres plus petites qui multiplient jusqu'à remplir tout l'œuf (fig. 2). On peut en compter parfois jusqu'à une vingtaine assez régulièrement réparties (fig. 3). Dans les cas les plus favorables, une observation attentive permet de reconnaître que chaque tache claire est le centre d'une petite

irradiation (fig. 2, 3). Ce sont là évidemment les asters de Morgan. On ne voit pas les chromosomes à l'état vivant, et il est fort difficile de les mettre en évidence sur les préparations colorées d'œufs entiers ; mais il n'est guère douteux que certaines au moins de ces figures astéroïdes sont accompagnées de chromosomes comme l'a figuré Morgan, d'après des coupes.

Le sort ultérieur de l'œuf est variable. Quand le développement doit



Evolutions parthénogénétiques expérimentales chez *Strongylocentrotus*.

continuer, on voit l'œuf former en un point une échancrure qui se prolonge en une courte fente (fig. 4).

Tantôt, cette fente se complète et l'œuf se divise complètement en deux blastomères égaux ou inégaux ; puis ceux-ci, le plus gros d'abord en général, se recoupent de la même manière (fig. 8), et la segmentation continue ainsi (fig. 9), en se régularisant de plus en plus. Lorsque le processus prend cette allure, le résultat est excellent, et on obtient toujours des blastules ciliées.

Tantôt, au contraire, la fente ne se complète pas et détermine simplement deux saillies qui, par leur base, se perdent dans l'œuf

(fig. 4, 5). Une deuxième fente se produit, en croix avec la première, qui se comporte comme celle-ci ; puis, d'autres se forment de même, successivement, et l'on obtient finalement une sorte de segmentation incomplète qui n'est pas sans analogie avec celle des Céphalopodes. Autour d'un espace central, qui se creuse de plus en plus et deviendra la cavité de la blastule, sont rangés en cercle de mamelons saillants contenant chacun un noyau et qui se perdent par leur base dans la masse indivise de l'œuf (fig. 6). Mais bientôt les saillies achèvent de se détacher ; la segmentation s'étend au reste de l'œuf et la blastule se forme, de plus en plus régulière (fig. 7, 14).

Souvent, la segmentation ne s'étend pas à la totalité de l'œuf (fig. 11, 12), et il reste un résidu soit en dehors, soit en dedans des blastomères rangés en blastosphère, soit en dehors et en dedans à la fois (fig. 13). Ce résidu se résout en sphérules anucléées qui se morcellent en granules de plus en plus petits. Quand l'éclosion a lieu, ce qui n'arrive pas toujours, on n'obtient qu'une blastule naine, mais qui nage néanmoins et est à peu près normale, sauf en ce que la cavité de segmentation est beaucoup plus réduite que dans celles qui proviennent de la fécondation.

Mais dans bien des cas, je dois dire même dans la majorité des cas, le commencement de développement caractérisé par la multiplication des taches claires n'aboutit à rien de viable. L'œuf subit une évolution morbide que j'appellerai la *dégénérescence vésiculaire* (fig. 10)[1].

Enfin, il y a des évolutions intermédiaires présentant des variétés infinies. Une partie de l'œuf forme de vraies blastomères avec noyaux, tandis que l'autre forme des vésicules anucléées ; et, selon la proportion des uns et des autres, le tout meurt ou laisse se dégager

[1] Il se fragmente d'emblée en un grand nombre de vésicules de nature différente. Les unes, *v*, sont nombreuses, petites, claires, régulières, ont un aspect protoplasmique et forment une couche périphérique complète ou incomplète : elles ne contiennent point de noyau ; les autres sont peu nombreuses (de une à quatre ou cinq), grosses, pigmentées, centrales, *p*. Il y a en outre, souvent, une ou deux grosses sphères complètement hyalines, *h*, qui écartent la couche des petites sphérules pour faire saillie au dehors. C'est le terme ultime de l'évolution. Les sphères des diverses sortes se résolvent en sphérules de plus en plus petites, et finalement tout se désagrège.

une morule naine qui, lorsqu'elle n'est pas trop incomplète, peut arriver au stade de blastule ciliée[1].

J'ai constaté que l'évolution était d'autant plus normale que le nombre des taches claires astéroïdes était moindre, et que la division du cytoplasme suivait de plus près leur formation. De l'observation des œufs vivants et des préparations colorées, je crois pouvoir conclure qu'il n'y a pas une différence essentielle entre les évolutions abortives, morbides, et celles qui conduisent à des larves vivantes plus ou moins imparfaites.

Dès que quelques figures astéroïdes se sont formées aux dépens de l'ovocentre et de ses dépendances, elles constituent autant de centres d'énergie qui doivent disloquer le noyau et se partager ses chromosomes. Si elles y parviennent, le processus est bientôt suivi de la division du cytoplasme. Mais souvent elles n'y parviennent pas ; les figures astéroïdes se multiplient alors, mais sans chromosomes ; le cytoplasme se morcèle, peut-être sous leur influence, en vésicules, mais ces vésicules n'ont pas de noyau et ne peuvent évoluer que vers une fragmentation plutôt physique que physiologique, et qui aboutit à la désagrégation finale.

Dans les cas intermédiaires, on a, côte à côte, de vrais blastomères avec noyau, des sphérules sans noyau, mais avec asters, et des vésicules sans noyau ni aster : les premiers seuls poursuivent leur évolution.

Les agents qui déterminent la parthénogénèse expérimentale paraissent donc agir en provoquant une excitation de l'ovocentre et des substances achromatiques synergiques, par suite de laquelle celui-ci, au lieu de subir une atrophie ou une paralysie qui l'annihile, entre en action, se multiplie, segmente le noyau et détermine finalement la formation de blastomères.

J'ai constaté que les solutions à pression osmotique trop forte déterminent la dégénérescence vésiculaire, tandis que celles à pression

[1] Il faut renoncer à décrire les innombrables variantes de ces cas principaux. Une étude approfondie des conditions mécaniques, physiques et chimiques de chaque forme et de ses parties constituantes ne serait pas sans intérêt.

insuffisante laissent l'œuf inaltéré. C'est quand la pression est convenable (et que l'action spécifique du sel le permet) que l'on voit se produire la multiplication des taches claires astéroïdes qui sont, généralement, l'indice d'un développement capable de se poursuivre. Il y a là une indication qui, sans être absolue, peut servir de guide à ceux qui poursuivent ces genres de recherches[1].

[1] *Essai de divers agents incapables de déterminer la parthénogénèse expérimentale.*

En terminant, et uniquement pour éviter à d'autres une perte de temps, je ferai connaître brièvement les résultats d'expériences tentées avec des agents divers. Je dois dire d'ailleurs que, pour beaucoup d'entre eux, l'étude est très incomplète, ayant été abandonnée après un seul essai non suivi de succès.

Sel. — Les *sels d'ammonium*, à la concentration qui réussit avec les métaux alcalins, ne m'ont donné aucun bon résultat. Le *permanganate de chaux* s'est montré nocif. Le *phosphate de soude*, après filtration pour séparer le précipité, s'est montré sans action.

Le *fluorure de sodium* s'est comporté à peu près comme les acides ci-dessous.

Acides. — Concurremment à *HCl*, j'ai étudié *HBr*, *HI* et *HFl*, aux doses convenables pour produire la même acidité que *HCl* à 1/10 000. Aucun ne m'a donné de développement ; mais tous, surtout *HI* et *HFl* ont produit de belles figures astéroïdes. Il est donc probable qu'en modifiant les doses, on arriverait à quelque résultat.

L'*acide phosphorique* est nocif ; l'*acide oxalique* de même, ainsi qu'on le sait depuis longtemps.

Alcalis. — L'ammoniaque, la soude caustique, après filtration pour écarter le précipité, ne m'ont donné aucun développement.

Agents divers. — L'iode, à la dose d'une goutte de teinture à 12 % dans 100 centimètres cubes d'eau de mer, a donné quelques fragmentations incomplètes : les doses inférieures sont inactives, les supérieures nocives. L'acide carbonique, l'eau oxygénée, l'alcool, la glycérine, le chloroforme, la cocaïne n'ont donné aucun développement.

Les œufs fécondés par des spermatozoïdes après traitement par la soude caustique à très faible dose, ou par l'eau distillée, ont donné des larves qui ont montré une particularité bien curieuse. Au stade d'invagination, il se forme sur la blastula, non pas une seule bouche, mais un grand nombre, 2, 4, jusqu'à 7 ou 8, parfaitement distinctes et semblables à la bouche normale. Mais une autorégulation ultérieure fait disparaître le plus souvent les bouches supplémentaires. Parfois, il en reste deux ou trois qui forment des invaginations endodermiques profondes, semblables à celles de la bouche normale et, naturellement, en des points nullement prédestinés à ce rôle, ce qui montre que, pour la bouche normale elle-même, les conditions ambiantes peuvent constituer un facteur essentiel.

Les œufs m'ont étonné par la facilité avec laquelle ils supportent des doses considérables d'eau distillée.

Les œufs traités pendant 5 à 30 minutes par l'eau de mer additionnée de 5 à 20 % d'eau distillée donnent, après fécondation dans l'eau de mer normale, des larves normales. Au-dessus de 25 %, il se produit des bouches multiples. Les œufs peuvent supporter jusqu'à 50 % pendant 15 minutes pour se gonfler et se détruire.

Dans une expérience, avec 25 % d'eau distillée, j'ai obtenu : par une application de 5 minutes, des larves normales ; avec 30 minutes, une destruction des œufs ; avec 15 minutes une curieuse segmentation en nombreux blastomères, tous complètement isolés les uns des autres, sous la membrane vitelline. Il ne se forma pas de larve, et les blastomères isolés, mis en liberté par destruction de la membrane, n'évoluèrent pas.

Dans ces expériences, le retour à la concentration normale était obtenu par addition d'une quantité convenable d'eau de mer concentrée par ébullition.

CONCLUSIONS

1° Il y a une maturation cytoplasmique nécessaire pour que la fécondation mérogonique du cytoplasme puisse avoir lieu. Chez *Asterias*, cette maturation n'exige pas la réduction chromatique du noyau, puisqu'elle est complète avant que cette dernière ait eu lieu. Elle se produit au moment où la membrane de la vésicule germinative se détruit, peut-être par suite de l'arrangement des parties du cytoplasme sous l'influence des radiations périphériques parties du pôle du fuseau du premier globule, plus probablement par le fait de la diffusion du suc nucléaire dans le cytoplasme, ce suc apportant au cytoplasme de l'eau et peut-être des substances encore indéterminées (sels, ferments?) qui le rendent fécondable.

2° La véritable interprétation de la parthénogénèse expérimentale n'est aucune de celles proposées par Loeb. La déshydratation est un facteur important, l'action spécifique des ions en est un non moins considérable, mais aucun n'est exclusif, et des excitations physiques ou chimiques variés peuvent engender le résultat. Il n'y a pas lieu d'adopter l'idée de catalyseurs, spécifiques ou non. L'œuf est dans un état d'équilibre instable, et une excitation convenable, mais non spécifique, suffit pour le déterminer à se développer.

3° Indépendamment des solutions salines employées par Loeb, la parthénogénèse peut être produite non seulement, comme l'avait reconnu Loeb, par des agents chimiques ne modifiant pas la pression osmotique, ou même par des solutions salines hypotoniques, mais aussi par un agent physique, la chaleur, appliquée à un degré déterminé et à un moment précis de la vie de l'œuf. Les actions de la chaleur, d'*HCl* et des solutions salines s'ajoutent, ce qui prouve qu'elles ne sont pas de même nature, chacune étant employée à son optimum.

4° Il existe pendant la vie de l'œuf un moment critique, celui où, pour la première division maturative, la membrane nucléaire se

détruit et laisse diffuser le suc nucléaire dans le cytoplasme. A ce moment, qui est celui où la fécondation mérogonique du cytoplasme devient possible chez *Asterias*, les agents de la parthénogénèse sont particulièrement efficaces. C'est un point singulier dans la courbe physiologique de l'œuf où la moindre action disturbante peut le faire verser vers la parthénogénèse.

5° Chez l'Oursin, la parthénogénèse expérimentale se produit après la maturation complète, et, malgré la réduction chromatique quantitative, le nombre normal des chromosomes se retrouve le même dans la larve sans père que dans celle provenant d'un œuf fécondé. Cela confirme une conclusion de mes expériences antérieures, d'après laquelle la thèse de l'individualité des chromosomes de Rabl et Boveri est insoutenable et doit faire place à ma théorie de l'autorégulation de ce nombre par action spécifique de la cellule.

6° Chez l'Astérie, la parthénogénèse expérimentale a lieu, le plus souvent sinon toujours, après expulsion d'un seul globule polaire, et les agents déterminant la parthénogénèse agissent en inhibant le deuxième globule et plaçant ainsi l'œuf dans les conditions habituelles de la parthénogénèse naturelle.

Il y a lieu de rapprocher de ces conclusions celle que j'ai exposée dans ma communication au 5e Congrès international de zoologie de Berlin, que je ne crois pas devoir répéter[1].

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Bataillon (E.). Notes préliminaires sur la pression osmotique considérée comme facteur de l'ontogénèse. *(Revue bourguignonne de l'enseignement.)*

Réunion de quatre notes aux comptes rendus de l'Académie des Sciences et de la Société de Biologie de Paris.

I. La résistance des œufs d'Ascaris et la pression osmotique. *(Soc. Biol.*, 12 mai) 1900;

II. La pression osmotique et l'anhydrobiose. *(Ibid.)*. 1900;

III. Blastotomie spontanée et larves jumelles chez *Petromyzon Planeri*. *(Ac. Sc. 30 avril)*. 1900;

[1] Voir *Revue générale des Sciences*, n° 19, 1901.

IV. Recherches expérimentales sur l'évolution de la Lamproie (*P. Planeri*). (*Ibid.*, *21 mai 1900*). **1900.**

Bataillon (E.). — La pression osmotique et les grands problèmes de la biologie (*Arch. Entw.-Mech.*, vol. XI, p. 149-184, pl. 5). **1901.**

Boveri (Th.). — Ueber die Befruchtung der Eier von *Ascaris megalocephala* (*Sitz.-Ber. Ges. Morph. und Phys. in München*, vol. III). **1887.**

— Merogonie (Y. Delage) und Ephebogenesis (B. Rawitz), neue Namen für eine alte Sache. (*Anat. Anz.* XIX, p. 156-172). **1901.**

Delage (Yves). — Études sur la mérogonie. (*Arch. Zool. exp.*, série 3, vol. VII, p. 383-417, 11 fig.) **1899.**

— Sur l'interprétation de la fécondation mérogonique et sur une théorie nouvelle de la fécondation normale. (*Ibid.*, p. 511-527). **1899.**

— Noms nouveaux pour des choses anciennes. (*Ibid*, série 3, vol. IX. *Notes et Revue*, n° 3). **1901.**

— Les théories de la fécondation (*Comm. au cinquième congrès internat. de zool.* à Berlin, en 1901, et in *Rev. internat. des Sciences*). **1901.**

Delage (Y. et M.). — Sur les relations entre la constitution chimique des produits sexuels et celle des solutions capables de déterminer la parthénogénèse (*C. R. Ac Sc., Paris, 24 décembre*). **1900.**

Dubois (R.). — Sur la spermase et l'ovulase (*Soc. Biol.*, vol. LII, p. 197). **1900.**

Hertwig (O. et R.). — Ueber die Befruchtung und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien (Jena). **1887.**

Hertwig (R.). Ueber die Entwickelung des unbefruchteten Seeigeleies. Ein Beitrag zur Lehre der Kerntheilung und der geschlechtlichen Differenzirung (*Festschr. Gegenbaur* II, p. 21-86, 3 pl.). **1896.**

Lœb (J.). — On the nature of the process of fertilization and the artificial production of normal Larvæ (*Plutei*) from the unfertilized eggs of the Sea Urchin. (*Am. Journ. of Physiol.* vol. III, p. 135-138). **1899.**

— On the artificial production of normal larvæ from the unfertilized eggs from the Sea Urchin (*Arbacia*). (*Ibid.*, p. 435-471, 5 fig.). **1900.**

— On artificial parthenogenesis in Sea Urchins. (*Science*, N. S., vol. II, p. 612-614). **1900.**

— Further experiments on artificial parthenogenesis and the nature of the process of fertilization (*Am. Journ. of Morph.*, vol. IV, p. 179-184). **1900.**

— Artificial parthenogenesis in Annelids (*Chætopterus*) (*Science*, N. S., vol. XII, n° 292, p. 170-171). **1900.**

LOEB (J.). Experiments on artificial parthenogenesis in Annelids (*Chætopterus*) and the nature of the process of fertilization (*Am. Journ. of Physiol.* IV, nº 9, p. 423-459, 5 fig.). **1901.**

MEAD (A. D.). — The origin of the egg-centrosomes (*Journ. Morph.*, XII). **1897.**

MORGAN (T.-H.). — Experimental studies on Echinoderm-Eggs (*Anat. Anz.* IX). **1893.**

— The fertilization of non-nucleated fragments of Echinoderm-eggs (*Arch. Entw.-Mech.* II). **1895.**

— The production of artificial astrospheres (*Ibid.*, VII). **1896.**

— The action of salt-solutions on the unfertilized and fertilized eggs of *Arbacia* and others animals (*Arch. Entw.-Mech.* VIII, p. 448-539, pl. 7-10). **1899.**

— Further studies on the action of salt-solutions and of others agents on the eggs of *Arbacia*. (Ibid., X, p. 489-524). **1900.**

NORMAN (W.-W.) Segmentation of the nucleus without segmentation of the protoplasm. (*Arch. Entw.-Mech.*, III). **1896.**

PIERI (J.-B.). — Un nouveau ferment soluble, l'ovulase. (*Arch. Zool. exp. et gén.* sér. 3, vol, VII, p. XXIX des *Notes et Revues*). **1899.**

PROWAZEK (S.). — Versuche mit Seeigeleiern. (*Zool. Anz.*, vol. XXIII, p. 358-360). **1900.**

VERNON (H.-M.). — The effect of staleness of the sexual cells on the development of Echinoïds (*Proceed. of the Roy. Soc. London*, vol. LXV, p. 350-360). **1899.**

VIGUIER (C.). — L'hermaphrodisme et la parthénogénèse chez les Echinodermes (*C. R. Ac. Sc. Paris, 2 juillet*). **1900.**

— La théorie de la fertilisation chimique des œufs de M. Lœb (*Ibid. 9 juillet*). **1900.**

— Nouvelles observations sur la parthénogénèse des Oursins (*Ibid. 10 juin*). **1901.**

— Fécondation chimique ou parthénogénèse ? (*Ann. Sc. nat.*). **1901.**

WINKLER (HANS). — Ueber die Furchung unbefruchteter Eier unter der Einwirkung von Extractivstoffen aus dem Sperma (*Nachrichten d. K. Gesellsch. d. Wissensch. zu Göttingen, Math.-physik. Klasse*, Heft II, p. 187-194). **1900.**

CONSIDÉRATIONS

SUR LA

FAUNE DES SPONGIAIRES DES COTES D'ALGÉRIE

ÉPONGES DE LA CALLE

PAR

E. TOPSENT

CHARGÉ DE COURS A L'ÉCOLE DE MÉDECINE DE RENNES.

A la fin de son mémoire sur les Éponges des côtes d'Algérie (**13**, p. 22), O. Schmidt entreprit de comparer entre elles la faune des Spongiaires de cette partie de la Méditerranée et celle de l'Adriatique. Sur 74 espèces que lui avait fournies l'étude des matériaux rapportés au Muséum par l'Exploration scientifique de l'Algérie ou recueillies à La Calle par M. de Lacaze-Duthiers, 26 seulement lui parurent communes de part et d'autre. Aussi conclut-il à une différence profonde entre les deux faunes, celle d'Algérie constituant à ses yeux un ensemble vraiment très particulier.

J'ai voulu contrôler la valeur de ces conclusions, et, avec des données nouvelles ou récemment acquises, comparer à mon tour, dans la mesure du possible, la faune des Éponges d'Algérie avec celle des côtes de France et d'Italie.

D'abord, il s'agissait de vérifier si les 48 espèces réputées par Schmidt spéciales à l'Algérie appartenaient bien en propre au bord méridional de la Méditerranée.

Très vite, j'ai constaté que le nombre en était de beaucoup exagéré.

Parmi ces 48 Éponges, plusieurs figurent en double sur la liste de Schmidt (*Osculina polystomella* et *Papillina nigricans*, *Euspongia nitens* et *E. virgultosa*, *Hircinia hebes* et *H. flavescens*, *H. mammillaris* et *H. variabilis*, qu'on sait actuellement être synonymes deux par deux). D'autres y prennent place que Schmidt a simplement indiquées en passant sans les dénommer ni les décrire (les ???, à la suite du genre *Dictyonella*). D'autres enfin sont véritablement énigmatiques et, comme telles, négligeables (*Sarcomella medusa*, *Sclerilla filans* et *S. texturans*, auxquelles il conviendrait peut-être d'ajouter *Callites Lacazei*).

Pour le reste, beaucoup ont été retrouvées dans la portion N.-O. de la Méditerranée au cours d'explorations postérieures à celles de Schmidt : *Dercitus plicatus*, *Hippospongia equina*, *Siphonochalina coriacea*, *Reniera simulans* (*seu Chalinula renieroides*), *Spanioplon pulvinar*, *Laxosuberites rugosus*, *Pachastrella monilifera*, *Spirastrella cunctatrix*, *Penares candidatu*, *Stryphnus mucronatus*, *Pœcillastra compressa*. Et le nombre en serait sans doute plus considérable encore si les descriptions de Schmidt ne péchaient dans bien des cas par insuffisance absolue de détails.

La liste des Éponges d'Algérie de Schmidt, remaniée en tenant compte des travaux récents, se réduit en somme à 64 espèces environ. Sur le nombre, 26 avaient été rencontrées par Schmidt lui-même dans l'Adriatique ; 11 ont été signalées après lui soit dans l'Adriatique, soit à Naples, soit sur les côtes de France. Au lieu de 48, il n'en reste donc que 27 qui, jusqu'à présent, pourraient sembler propres à l'Algérie. Mais, en réalité, cette proportion doit être encore trop élevée. Beaucoup de ces 27 Éponges (les trois *Desmacidon*, *Myxilla proteidea*, plusieurs Tétractinellides) sont à tel point méconnaissables au peu qu'en a dit leur auteur qu'on éprouve de l'embarras même pour les classer génériquement. Il est, par conséquent, fort possible qu'on les ait déjà revues sans s'en douter.

Voici, d'ailleurs, cette liste, rajeunie suivant la nomenclature actuelle. J'y marque d'un point noir les espèces que Schmidt avait déjà découvertes dans l'Adriatique et d'un astérisque celles retrouvées sur le littoral européen par Schulze, Vosmaer, Lendenfeld et moi :

• *Chondrosia reniformis* Nardo.

C. plebeja Schmidt.

• *Corticium candelabrum* Schmidt.

* *Dercitus plicatus* (Schmidt).

• *Spongelia fragilis* (Montagu) var. *irregularis* Lendenfeld[1].

* *Hippospongia equina* (Schmidt), var. *elastica* Lendenfeld.

• *Euspongia officinalis* var. *nitens* (Schmidt)[2].

• *Stelospongia scalaris* (Schmidt).

• *S. cavernosa* (Schmidt).

S. aspergillum (Schmidt).

• *Aplysina aerophoba* Nardo.

• *Hircinia variabilis* var. *dendroides* (Schmidt).

H. pipetta Schmidt.

• *H. variabilis* var. *flavescens* (Schmidt)[3].

• *H. v.* var. *mammillaris* (Schmidt)[4].

H. v. var. *lingua* (Schmidt).

• *H. muscarum* (Schmidt).

* *Siphonochalina coriacea* Schmidt.

* *Reniera simulans* (Johnston)[5].

Chalinula membranacea Schmidt.

Sclerochalina asterigena Schmidt.

Pachychalina rustica Schmidt.

Clathria morisca Schmidt[6].

[1] Au lieu de *Spongelia pallescens* Schmidt.

[2] Comprenant aussi, d'après Lendenfeld (**5**), *Euspongia virgultosa* Schmidt.

[3] Lendenfeld (**6**) réunit sous ce nom les *Hircinia flavescens* et *H. hebes* de Schmidt.

[4] Comprenant, d'après Lendenfeld *(l. c.)*, les *Hircinia mamillaris* et *H. variabilis*.

[5] *Chalinula renieroides* Schmidt, qui devrait être inscrite à cette place, est probablement synonyme de *Halichondria simulans* Johnston.

[6] *Clathria* au sens restreint de Dendy (**2**, p. 31), à en juger par les spicules figurés par Schmidt et par ceux énumérés par Vosmaer (**32**, p. 150).

• *Ophlitaspongia coralloides* (Schmidt)[1].

• *Agelas uroides* (Schmidt).

• *Axinella cinnamomea* (Nardo).

A. salicina Schmidt.

• *A. polypoides* Schmidt.

• *Raspailia viminalis* Schmidt.

Syringella syringella (Schmidt).

• *Acanthella acuta* Schmidt.

Dictyonella cactus Schmidt.

D. labyrinthica Schmidt.

Myxilla (?) *armata* (Schmidt).

Dendoryx (?) *caduca* (Schmidt).

Ophlitaspongia (?) *arcifera* (Schmidt).

Suberotelites mercator Schmidt.

• *Dendoryx incrustans* (Johnston)[2].

Leptosia proteidea (Schmidt).

* *Spanioplon pulvinar* (Schmidt).

• *Petrosia dura* (Nardo).

• *Suberites domuncula* (Olivi.)

Laxosuberites spongiosus (Schmidt).

Suberites hystrix Schmidt.

* *Laxosuberites rugosus* (Schmidt).

• *Cliona celata* Grant[3].

• *C. viridis* (Schmidt)[4].

* *Pachastrella monilifera* Schmidt.

Callites Lacazei Schmidt.

* *Spirastrella cunctatrix* Schmidt[5].

• *Tuberella auptos* (Schmidt).

Stelletta (Myriastra) simplicissima (Schmidt).

[1] Au sens de Dendy (**2**, p. 36).
[2] Au lieu de son synonyme *Myxilla rosacea* (Liebk.).
[3] Pour *Papillina suberea* Schm.
[4] Pour *Papillina nigricans* Schm. et *Osculina polystomella* Schm.
[5] Signalée dans l'Adriatique par Lendenfeld sous le nom de *Spirastrella bistellata* (**8**).

Ancorina (?) *tripodaria* Schmidt.

* *Penares candidata* (Schmidt).

* *Stryphnus mucronatus* (Schmidt).

Stelletta pathologica Schmidt.

* *Pœcillastra compressa* (Bowerbank)[1].

Erylus euastrum (Schmidt).

• *E. mammillaris* (Schmidt).

Geodia (?) *geodina* (Schmidt).

Erylus (?) *intermedius* (Schmidt).

Isops canaliculata (Schmidt).

• *Geodia cydonium* (O.-F. Müller).

• *Tethya lyncurium* (Linné).

Il n'est pas impossible qu'un certain nombre d'espèces de cette liste se localisent vraiment dans les eaux algériennes. Je remarque simplement, en m'en tenant pour le moment au seul mémoire de Schmidt, que la proportion en serait bien moins élevée que ce savant n'était porté à le supposer, d'autant moins même que, en outre de celles de ces formes qui ont été déjà revues autre part dans la Méditerranée, on en pourrait citer d'autres (*Chondrosia plebeja*, *Suberotelites mercator*) qui ont été retrouvées dans l'Atlantique.

Or, à elles seules, ces quelques espèces spéciales ou soi-disant telles ne nous apprennent pas grand'chose. Dans l'état présent de nos connaissances, chaque région maritime paraît avoir les siennes, sans pour cela posséder toujours une faune empreinte de caractères très particuliers. Pour comparer avec avantage entre elles au point de vue faunistique deux régions un peu étendues, il est nécessaire d'en avoir exploré avec soin diverses localités et de chercher ensuite quelles espèces y abondent, quels groupes s'y trouvent richement représentés. Et il est bien évident, en ce qui concerne la côte d'Algérie, que le travail de Schmidt n'a pas livré les éléments d'une telle comparaison.

Les documents qu'il renferme perdent de leur valeur par ce fait

[1] Pour *Stelletta scabra* Schmidt.

qu'il se réduit à la description d'une collection d'Éponges dont on ne connaît pas le degré de fréquence et au sujet desquelles on ignore presque toujours (exception faite pour celles qui provenaient de La Calle) les localités où elles ont été obtenues, les profondeurs par lesquelles elles vivaient, la nature des fonds où elles étaient fixées.

Peut-être, dans son ensemble, la faune d'Algérie offre-t-elle réellement un caractère propre, mais, à mon avis, le mémoire en question ne suffit pas à le mettre en lumière.

Il est un point, cependant, qui mérite d'être retenu. Les *Monoceratina* semblent ne pas avoir sur la côte d'Algérie l'exubérance qu'on leur connaît dans l'Adriatique, au moins dans certaines parties de cette mer. Si la collection n'en contient pas davantage, cela pourrait dépendre de la façon dont elle a été réunie. On sait qu'il en provient une partie des fonds coralligènes de La Calle, par des profondeurs assez considérables, convenant peu, d'ordinaire, à ces Éponges ; on ignore d'où vient le reste. Toutefois, les données scientifiques s'accordent avec les résultats pratiques : l'industrie, qui exploite en grand la côte orientale de Tunisie, n'a pas trouvé de lieux de pêche sur la côte d'Algérie. Sous ce rapport, la faune algérienne offrirait donc beaucoup de ressemblance avec celle de la côte occidentale d'Italie et de la côte méditerranéenne de France.

L'opinion de Schmidt, d'après laquelle les relations seraient presque nulles entre la faune de la Méditerranée et celle de l'Océan, n'est plus aujourd'hui soutenable. J'ai noté dans le golfe du Lion une forte proportion d'Éponges communes aux deux mers. J'en ai retrouvé un certain nombre parmi des Spongiaires du golfe de Gabès, et l'on sait qu'il en existe jusque dans l'Adriatique. Chaque jour, des espèces longtemps réputées méditerranéennes nous apparaissent avec une distribution géographique plus vaste. On peut dès lors se demander si, sur la côte d'Afrique, plus à proximité du détroit de Gibraltar, la faune ne serait pas surtout caractérisée par une proportion particulièrement élevée de ces Éponges. Malheureusement, les

deux côtés du détroit n'ont été l'objet d'aucune exploration méthodique, et, malgré cela, sur la liste précitée, nous relevons déjà les noms suivants (soit plus du tiers) d'Éponges signalées en dehors de la Méditerranée :

Chondrosia reniformis.
C. plebeja.
Corticium candelabrum.
Spongelia fragilis irregularis.
Hippospongia equina elastica.
Stelospongia cavernosa.
Aplysina aerophoba.
Hircinia variabilis dendroides.
H. v. mammillaris.
H. v. lingua.
H. muscarum.
Reniera simulans.
Axinella cinnamomea.
Suberotelites mercator.
Dendoryx incrustans.
Suberites domuncula.
Cliona celata.
C. viridis.
Pachastrella monilifera.
Tuberella aaptos.
Stryphnus mucronatus.
Pœcillastra compressa.
Geodia cydonium.
Tethya lyncurium.

Je produirai plus loin la preuve que cette intéressante série s'accroîtrait rapidement par de nouvelles investigations.

Sans sortir de la Méditerranée, il serait bon de comparer la faune des côtes d'Algérie, non plus seulement, comme l'avait tenté Schmidt, avec celle de l'Adriatique, mais, ainsi que je le disais plus haut, avec celle des côtes européennes qui leur font face.

Il semble qu'on doive s'attendre à leur trouver beaucoup de ressemblance.

Nous venons de voir que le développement des *Monoceratina* y est à peu près égal de part et d'autre. Et, parmi toutes les espèces algériennes que j'ai marquées d'un signe sur la liste de Schmidt, il n'en est, je crois, que deux ou trois (*Spirastrella cunctatrix*, *Erylus mammillaris* et peut-être *Euspongia officinalis nitens*) que le hasard des dragages n'ait pas encore fait rencontrer soit à Naples, soit à Banyuls.

En examinant, il y a trois ans (**29**), quelques échantillons ou

fragments d'Éponges des bancs coralligènes de La Calle que M. de Lacaze-Duthiers avait omis de communiquer à O. Schmidt pour la préparation de son mémoire, et qu'il eut l'amabilité de m'offrir, je reconnus qu'ils se rapportaient tous aux neuf espèces suivantes, qui vivent aussi sur la côte de France et qui, à l'exception des trois dernières, n'avaient pas été signalées dans les eaux algériennes :

Aplysilla rosea F. E. Schulze.

Euspongia officinalis tubulosa F. E. Schulze.

Caminus Vulcani Schmidt.

Erylus stellifer Topsent.

Holoxea furtiva Topsent.

Suberites carnosus (Johnston) var. *ramosus* Topsent [1].

Spanioplon palcinar (Schmidt).

Petrosia dura (Nardo).

Siphonochalina coriacea Schmidt.

Cette petite étude eut l'honneur d'intéresser M. de Lacaze-Duthiers, qui rechercha dans ses collections particulières et mit à ma disposition un lot beaucoup plus important d'Éponges par lui draguées à La Calle également, en 1873.

Il se compose de 40 espèces, dont voici l'énumération.

Isops canaliculata (Schmidt).

(Pl. XIV, fig. 5).

L'Éponge qui a reçu de Schmidt le nom de *Geodia canaliculata* faisait partie de la collection réunie par l'Exploration scientifique de l'Algérie. On manque de renseignements plus précis au sujet de sa provenance.

Elle a été décrite d'une façon si succincte que Sollas (**14**) s'est demandé, à juste titre, s'il s'agissait bien d'une *Geodia* ou d'un représentant de quelque autre genre de Géodines.

[1] Citée (**29**) sous le nom de *Suberites flavus* (Liebk.), qui est tombé en synonymie.

Schmidt s'est, en effet, borné à figurer quelques-uns de ses spicules et à signaler l'extrême fréquence des déformations tératologiques de ses triænes.

D'après une préparation originale, déposée au British Museum, mais qui ne contenait pas tous les éléments de la spiculation, Sollas a relevé les dimensions des oxes, des sterrasters et des asters.

A l'aide de ces rares documents, j'ai reconnu l'espèce en question dans une Géodine de La Calle. L'exactitude de ma détermination ne me paraît pas douteuse, puisque, dans mon spécimen, les triænes se montrent constamment monstrueux, avec précisément les malformations indiquées par Schmidt, et que les dimensions de ses microsclères correspondent assez exactement aux mesures notées par Sollas.

L'Éponge est massive, fort irrégulière, et mesure environ 65^{mm} de longueur, 50^{mm} de largeur et 40^{mm} de hauteur. Plusieurs déchirures sur son contour prouvent qu'elle vivait attachée latéralement de place en place aux corps avoisinants. Sa face inférieure est intacte, mais inégale, sinueuse, ridée. La supérieure se soulève en lobes (quatre existent encore ; deux autres, indiqués, sont rompus) coniques ou subcylindriques, hauts de 10 à 15^{mm}, obtus au sommet et comme couronnés d'un plateau où se percent des oscules, au nombre de un à quatre, petits, béants, à marge légèrement relevée.

La surface générale est glabre, mais s'incruste d'une foule de corps étrangers ; elle a une couleur de rouille sombre assez uniforme tant en dessous qu'en dessus. Cette teinte fait défaut seulement sur l'un des côtés, dans une région assez étendue, où s'observent des orifices de même diamètre que les oscules (0^{mm},2 à 0^{mm},4) mais nombreux, dispersés, peu distants les uns des autres, et non surélevés.

Contrastant par leur situation avec les oscules ou proctions, ces orifices représentent les orifices inhalants du système aquifère, les stomions. L'écorce n'a pas d'autres perforations. Chaque stomion forme un euthuchone qu'un sphincter fibreux et jaunâtre ferme à sa limite interne.

Cela permet d'inscrire désormais la *Geodia canaliculata* de Schmidt à sa place naturelle. Pourvue de proctions et de stomions semblables entre eux et de type uniporal, elle appartient réellement au genre *Isops* de Sollas. Seule, la localisation des stomions sur l'un des flancs du corps chez le spécimen qui nous occupe peut passer pour assez singulière.

L'écorce, épaisse de $0^{mm},3$ est souple, mais très résistante.

La chair, jaunâtre ou, par places, rouillée, n'est pas très ferme par elle-même, mais elle renferme des corps étrangers et la masse, dans son ensemble, offre une consistance très dure.

Spicules. — I. Mégasclères : 1. *Oxes*, de type banal et de conformation régulière, doucement courbés, fusiformes, pointus aux deux bouts, et atteignant $1^{mm},9$ de longueur sur 0,033 d'épaisseur. 2. *Triænes* caractéristiques. Sollas ne les a pas vus. Les dessins de Schmidt pourraient paraître figurer un triæne à cladome atrophié, un protriæne et un anatriæne monstrueux. En réalité, l'Éponge ne possède ni protriænes, ni anatriænes, mais, comme on peut le voir, pl. XIV, fig. 5 *t*, des orthotriænes toujours mal conformés.

Fait intéressant, leur rhabdome est généralement régulier, avec pointe acérée entière et fin canal axial. Leur cladome, au contraire, subit une atrophie partielle de ses clades avec exagération constante de la lumière de ses canaux. Tous les clades peuvent se réduire à un tubercule. Ceux qui se développent se montrent onduleux, et, par suite sans doute de constrictions par trop répétées, perdent souvent leur direction normale et se recourbent plus ou moins vers le bas. On peut voir, par exemple, sur un même cladome, un clade dressé et deux clades fortement réfléchis. Les canaux des clades développés ou rudimentaires présentent également de nombreuses dilatations successives et suivent un trajet sinueux, même quand la surface correspondante du spicule demeure unie ; parfois encore, ils se ramifient. Leur calibre s'élargit soudain vers le haut du rhabdome et leurs parois deviennent bosselées à l'intérieur. Ils peuvent se continuer jusqu'à la pointe du clade ou s'arrêter, quand il est

incomplet, à une distance variable de son extrémité. Dans le premier cas, la pointe se réduit à une gaîne siliceuse excessivement mince qui, au moins après traitement par l'acide nitrique, paraît tronquée et librement ouverte au dehors.

Malgré leurs déformations, ces triænes sont des spicules robustes, dont le rabdome dépasse couramment 1^{mm} de longueur et $0^{mm},03$ d'épaisseur à la base.

II. Microsclères : 3. *Sterrasters* (pl. XIV, fig. 5 *s*), sphériques, de $0^{mm},045$ à $0^{mm},06$ de diamètre, à actines courtes et épaisses, couronnées de petites épines. Très exceptionnellement, dans mon spécimen, elles se montrent plus petites, avec des actines moins nombreuses, mais plus fortes et mieux dégagées (fig. 5, *r*). Cet état paraît être celui que Schmidt a figuré (**13**, pl. IV, fig. 7) à droite d'une sterraster normale, tandis que son dessin de gauche représenterait une sterraster grêle ou atrophiée. 4. *Sphérasters* (fig. 5, *a*), à actines coniques, fortes et lisses, et d'un diamètre peu variable, de $0^{mm},02$ à $0^{mm},025$. Ces sphérasters existent seules par tout le corps, leurs actines semblant simplement un peu plus nombreuses dans l'ectochrote que dans le choanosome.

En principe, il y a imprudence à caractériser une Éponge d'après les malformations de l'une de ses sortes de spicules. Quoique, par ses triænes, mon spécimen de *Isops canaliculata* rappelle si bien le type de Schmidt, il se peut que cette ressemblance soit tout individuelle et dépende d'influences locales. Schmidt lui-même a remarqué que les spicules de beaucoup des Éponges siliceuses d'Algérie qu'il a décrites manifestent une tendance curieuse à se déformer, et les planches de son mémoire sont pleines de cas tératologiques. Qui sait si, ailleurs, *Isops canaliculata* ne se retrouvera pas avec des orthotriænes bien conformés ? Par bonheur, nous lui connaissons maintenant, indépendamment de cette bizarrerie, un ensemble de caractères qui permettrait sans doute de le reconnaître quand même.

Erylus discophorus (Schmidt) Sollas.

(Pl. XIII, fig. 7, et pl. XIV, fig. 2).

Cette Éryline n'ayant jamais été figurée, j'ai photographié le spécimen particulièrement beau qui la représente dans la collection (pl. XIII, fig. 7). Il est massif, de forme ovoïde, haut de 8^{cm}, large de 5^{cm}. Il est attaché par sa base et par l'un de ses côtés à des groupes de Mélobésiées et porte sur sa surface de nombreux débris de corps étrangers, Serpules, Balanes, Bryozoaires et Polypiers. La nature du support sur lequel il s'est fixé lui a permis de prendre une allure relativement dégagée et d'affecter une configuration assez spéciale. Au dire des auteurs, cette Éponge a plus communément l'aspect d'une masse déprimée, peu épaisse et irrégulièrement lobée. Comme d'habitude, la surface de notre individu est glabre, mais inégale et toute couverte de petits mamelons. Elle apparaît criblée sur la plus grande partie de son étendue, surtout au niveau des vallécules entre ses mamelons, de stomions excessivement fins et disposés en groupes denses, tels qu'on peut en apercevoir en plusieurs points de la figure. Au sommet, s'ouvre un oscule de 7^{mm} de diamètre, en entonnoir, fermé au fond par un sphincter membraneux. L'écorce est mince et la chair compacte. La consistance est ferme. Après un séjour de près de trente années dans l'alcool, la coloration est *avellaneus* en dehors (l'un des côtés plus pâle que l'autre), *avellaneo-isabellinus* en dedans.

Erylus discophorus n'aurait pas encore été rencontré sur la côte d'Afrique. C'est de son congénère, *E. mammillaris*, que Schmidt (**13**, p. 20) dit avoir reconnu, parmi les Éponges d'Algérie, un spécimen, à sterrasters pourtant un peu particulières. Et Sollas, qui a examiné au British Museum une préparation de spicules de ce même spécimen, n'a pas révoqué en doute l'exactitude de sa détermination (**14**, p. 239).

Les deux espèces sont d'ailleurs fort voisines l'une de l'autre, à tel

point que Marenzeller (**10**, p. 17) s'est cru autorisé à les fondre en une seule.

Schmidt, Sollas et Lendenfeld (**7**) n'invoquent pour les séparer que la forme de leurs sterrasters, qui seraient ovales, disciformes, minces, chez la première, ellipsoïdes, allongées, un peu plus épaisses, chez la seconde.

A part cette différence, que des variations individuelles rendraient peut-être, à l'occasion, difficile à apprécier (si même elle ne traduit pas précisément des variations de cette nature), il faut bien avouer que ces deux Éponges se ressemblent beaucoup à tous égards. Elles ont même aspect et même structure. Leur spiculation se compose exactement des mêmes éléments (dichotriænes, microrhabdes et oxyasters), pourvus de la même ornementation et semblablement situés. Sollas croyait, il est vrai, pouvoir considérer encore comme caractéristique de *Erylus mammillaris* la présence de microrhabdes dans son choanosome; mais Lendenfeld a constaté que ces microsclères se retrouvent aussi dans celui de *E. discophorus*, notamment dans les parois des grands canaux efférents. L'opinion de Marenzeller n'est donc point dénuée de tout fondement.

Je suis convaincu que, pour trancher la question, il faut d'abord s'astreindre à décrire minutieusement toute la spiculation d'un certain nombre de spécimens rapportés à l'une ou à l'autre de ces espèces. On verra ensuite s'il existe constamment entre eux des différences spécifiques ou si des termes de passage effacent ces prétendues différences.

Voici, par exemple, ce qui concerne le spécimen de *Erylus discophorus* de La Calle :

Spicules. — I. Mégasclères : 1. *Oxes* doucement courbés, pointus aux deux bouts (ou, par exception, plus ou moins émoussés d'un côté), mesurant de $0^{mm},63$ sur 0.012 à 1.1 sur 0,023. 2. *Dichotriænes* dont les plus beaux ont des protoclades longs de $0^{mm},1$, épais de 0.027, des deutéroclades longs de 0.15 et un rhabdome de 0.715 de longueur sur 0.025 d'épaisseur à la base.

II. Microsclères : 3. *Sterrasters* (pl. XIV, fig. 2) : de face (*s*), elles paraissent ovales, presque rondes, ou plus allongées et presque rectangulaires, et, dans cette position, mesurent 0mm.056 sur 0,048, 0.064 sur 0.054, 0.067 sur 0.062, et, exceptionnellement, 0,074 sur 0,053 ; de profil (*p*), elles se montrent convexes-concaves, avec le hile au centre de la concavité, et mesurent, pour une longueur de 0mm.06, 0.018 d'épaisseur, ou, pour une longueur de 0.075, 0.022 d'épaisseur ; leurs actines sont cylindriques, libres sur une grande longueur et entièrement couvertes de très fines épines. 4. *Oxyasters* (pl. XIV, fig. 2, *o*) ayant 8 à 12 actines (rarement 6, et d'autant moins qu'elles sont plus grandes) coniques, lisses ou (les plus grosses) très finement épineuses : diamètre oscillant entre 0mm.015 et 0,03. 5. *Microrhabdes* (pl. XIV, fig. 2, *m*) entièrement et finement épineux, fusiformes, rarement centrotylotes, à bouts indifféremment pointus ou émoussés, très inégaux, depuis 0mm,025 de longueur sur 0,0013 d'épaisseur, jusqu'à 0,085 de longueur sur 0,007, la plupart mesurant 0mm.04 à 0.045 sur 0,004.

Si l'on compare ces diverses mesures à celles données par Sollas, Marenzeller et Lendenfeld, tant d'après *E. discophorus* que d'après *E. mammillaris*, on constate d'abord que notre spécimen possède des oxes assez faibles. Mais, à ce point de vue, de nombreuses variations individuelles ont déjà été observées par les auteurs.

Il est plus intéressant de noter la faible taille de ses stèrrasters, qui atteignent rarement 0mm.075 de longueur. La plupart de ces microsclères se montrent ovales ; quelques-uns seulement deviennent beaucoup plus longs que larges, se rapprochant ainsi davantage de la forme assignée aux sterrasters de *E. mammillaris*. Ces exceptions plaident en faveur de l'opinion de Marenzeller, mais elles demeurent trop peu nombreuses pour entraîner la conviction, et, d'après la forme générale de ses sterrasters, notre spécimen ne peut pas ne pas être rapporté à l'espèce *E. discophorus*.

Retenons plutôt que, relativement à leurs autres dimensions moyennes, l'épaisseur de ses sterrasters dépasse sensiblement celles

indiquées par Sollas et Lendenfeld d'après les sterrasters de *E. discophorus*, sans égaler tout à fait celles relevées par eux sur les sterrasters de *E. mammillaris*. Cela non plus n'est pas pour faciliter la distinction entre les deux espèces.

Peut-être aurait-on à invoquer entre elles une différence dans le développement relatif des actines de leurs sterrasters, si celles de *E. discophorus* s'allongent beaucoup et que celles de *E. mammillaris* demeurent très brèves. Mais ni Sollas ni Lendenfeld n'ont insisté sur ce caractère auquel, seul, Marenzeller fait allusion. Lendenfeld a même figuré (inexactement, d'ailleurs, en ce qui concerne *E. discophorus*) avec une ornementation identique les sterrasters des deux *Erylus* (**7**, pl. III, fig. 41, *g*, et 42, *n*). Schmidt lui-même avait donné des sterrasters de *E. mammillaris* deux dessins (**12**, pl. V, fig. 1), dont l'un (*e*), montrant le spicule par le côté du hile, rappelle tout à fait, au point de vue qui nous occupe, une sterraster de *E. discophorus* vue par la même face (**12**, pl. IV, fig. 5, *f*) et dont l'autre (*d*) représente sans doute une sterraster examinée de profil. Si l'on remarque que tout le monde a vu, de part et d'autre, les actines des sterrasters couvertes de fines épines et que Schmidt a trouvé dans son spécimen algérien de *E. mammillaris* ces actines particulièrement dégagées, on pourra tenir pour simplement spécieuse la différence en question.

Au contraire de ses sterrasters, les microrhabdes de notre *Erylus discophorus* sont de fort belle taille. Lendenfeld décrit ces bâtonnets comme généralement plus grands chez *E. discophorus* que chez son congénère, où, de plus, il les a trouvés lisses. Schmidt, Sollas et Marenzeller sont unanimes à les déclarer finement épineux. De simples variations individuelles déterminent peut-être les différences de taille et d'ornementation de ces microsclères.

La Calle est, pour *Erylus discophorus*, une station intermédiaire entre les localités où il avait été déjà signalé sous ce nom (Lesina et Trieste ; côté nord-ouest de l'Espagne).

Érylus stellifer Topsent.

(Pl. XIII, fig. 1).

Cette autre Éryline est décidément commune à La Calle, car j'en avais vu trois fragments parmi les quelques Éponges de cette localité que j'avais eu l'occasion d'étudier précédemment, et j'en retrouve deux spécimens dans cette nouvelle collection. Sa fréquence m'avait suggéré l'idée (**29**, p. 4) de son identité possible avec *Erylus euastrum* (Schmidt), dont le type provenait précisément de La Calle.

Pourtant, mes hésitations n'avaient d'autre cause qu'une certaine ressemblance entre les sterrasters, aplaties et simplement granuleuses, de ces deux *Erylus*. Ce qu'on sait du reste de la spiculation de *E. euastrum* paraît, en effet, différer de ce qui existe chez *E. stellifer*. Ainsi, Schmidt n'a indiqué chez son Éponge qu'une seule sorte d'asters, d'un diamètre moyen de $0^{mm},01$ et que Weltner (**34**, p. 46) dit composées de 10 à 16 actines lisses, droites et pointues partant d'un centre sphérique, en un mot, des sphérasters. Or, *E. stellifer* possède toujours des oxyasters de deux sortes, sans intermédiaires, telles que je les ai décrites (**24**), les unes grandes, de beaucoup les plus abondantes, à actines peu nombreuses (3 à 5), coniques, pointues, lisses, longues de $0^{mm},023$ en moyenne, les autres, bien plus petites, à actines nombreuses, bacillaires, longues seulement de $0^{mm},005$. Au sujet des triænes (Anker) de *E. euastrum*, Schmidt s'est borné à déclarer qu'ils n'offrent rien de remarquable, et tel n'est certes pas le cas de ceux de *E. stellifer* qui sont des orthotriænes à clades très longs et des dichotriænes à deutéroclades très courts. Ils ressemblent à ceux à cause desquels, Weltner, comparant les orthotriænes aux calthropses des *Pachastrella*, a créé pour un *Erylus* de la Barbade l'espèce *E. transiens* (**34**, p. 44, pl. II, fig. 22-25). Celui-ci, d'après Weltner, a exactement les mêmes sterrasters que *E. euastrum* (Schmidt) et ne produit, comme lui, qu'une seule sorte d'asters.

Assurément les trois espèces se touchent de fort près, mais, jusqu'à plus ample informé, la mienne se distinguera des deux autres par ses deux sortes constantes d'oxyasters.

J'ai photographié l'un des spécimens recueillis à La Calle par M. de Lacaze-Duthiers. Il me paraît de belle taille et donne une bonne idée des caractères extérieurs de l'espèce. Il porte au sommet de lobes courts et épais des oscules solitaires à demi contractés (fig. 1, *o*). Ses stomions se voient très bien, béants par places, et, par places, fermés et blanchâtres.

Erylus stellifer est répandu dans toute la partie occidentale de la Méditerranée. Je l'ai découvert à Banyuls, où il abonde dans des fonds assez semblables aux bancs coralligènes de La Calle (les conglomérats de Mélobésiées du cap l'Abeille), et Vosmaer l'a signalé (**33**, p. 9, sous le nom d'*Erylus euastrum*) entre Naples et Capri, par 200^{m} de profondeur.

Pachastrella monilifera Schmidt.

Depuis que Schmidt l'a découverte parmi ses Éponges d'Algérie, cette Tétractinellide a été revue souvent, soit dans la Méditerranée (à Banyuls), soit dans l'Atlantique.

J'ai montré (**24**, p. 380) que la *Pachastrella abyssi* du même auteur n'en est pas spécifiquement distincte.

Le fragment recueilli à La Calle possède des microstrongyles rugueux centrotylotes ou non.

Dercitus plicatus (Schmidt) Lendenfeld.

L'ancien *Corticium plicatum* de Schmidt se répand dans toute la Méditerranée occidentale (côtes de France, golfe de Naples). Buccich l'a aussi trouvé dans l'Adriatique, à Lesina.

Peut-être n'est-il pas exclusivement méditerranéen. J'ai fait remarquer (**25**, p. 536) que *Dercitus simplex* (Carter) lui ressemble beaucoup. Thiele (**15**, p. 20) préférerait conserver séparément les

deux espèces à cause de la coloration noire du *D. simplex* de Ternate qu'il a eu l'occasion d'étudier. Mais ce caractère peut fort bien varier suivant les contrées. Un proche parent des *Dervitus*, *Thrombus abyssi* (Carter) nous fournit un exemple de pareilles variations à de bien moindres distances : le type, recueilli par le *Porcupine* à l'entrée de la Manche était gris jaunâtre pâle ; des spécimens dragués aux Açores par la *Princesse-Alice* sont d'un noir intense.

Placortis simplex F.-E. Schulze.

Cette Éponge, nouvelle pour l'Algérie, se distribue aussi dans toute la Méditerranée occidentale (Naples, Banyuls, La Calle).

Elle n'est d'ailleurs pas exclusivement méditerranéenne. Tout dernièrement, M. Domingo de Orueta, de Gijon, m'en a offert une préparation et des photographies d'après des spécimens obtenus par lui sur la côte cantabrique et qui acquièrent là un développement beaucoup plus beau que tous ceux rencontrés jusqu'à présent dans la Méditerranée. Au lieu de se présenter toujours sous forme de plaques minces, plus ou moins étendues, ils deviennent, en effet, souvent massifs, dressés, et atteignent jusqu'à 5 centimètres de hauteur.

Des variations individuelles peuvent modifier légèrement la taille des spicules. Ainsi, chez *P. simplex* de La Calle, j'ai trouvé les microxes un peu plus minces que de coutume ; dans la préparation de M. de Orueta, j'ai noté la rareté des spicules grêles qui, ailleurs, existent en assez forte proportion.

J'avais rapporté à *Placortis simplex* une Placinide d'Amboine (**27**, p. 428) qui ne m'avait d'abord paru guère différer, par sa spiculation, des *Placortis* de nos eaux que par l'abondance dans son ectosome de petits microxes parsemés de petits microtriodes. La description récente de *Placinastrella clathrata*, de Funafuti, par Kirkpatrick (**4**, p. 350) ayant de nouveau attiré mon attention sur elle, j'y ai constaté la présence de microcalthropses, mais si rares qu'ils m'étaient passés inaperçus.

Cliona viridis (Schmidt) Gray.

Déjà signalée par Schmidt sur la côte d'Algérie, mais sous les noms de *Osculina polystomella* et *Papillina nigricans*, qui désignaient sa forme massive.

J'ai établi cette synonymie d'après un échantillon de *Papillina nigricans* que Schmidt offrit jadis à M. de Lacaze-Duthiers, et d'après l'un des petits échantillons de *Osculina polystomella*, de La Calle, que M. de Lacaze-Duthiers dessina autrefois pour Schmidt.

A la liste déjà longue des synonymes de *Cliona viridis*, il conviendrait peut-être d'ajouter *Hymeniacidon angulata* Bowerbank (**1**, pl. XLIX), de Madère, dont la description semble aussi s'appliquer à sa forme massive. On sait, du reste, que cette Clione jouit d'une vaste dispersion dans l'Atlantique.

Cliona celata Grant.

Elle figure, sous le nom de *Papillina suberea* (pour sa forme massive), sur la liste des Éponges algériennes de Schmidt.

Un spécimen que je trouve dans la collection de La Calle, perforant un polypier, est particulièrement intéressant parce qu'il répond à la description de *Cliona angulata* Hancock (**3**) et qu'il me fournit la confirmation de l'hypothèse que j'ai depuis longtemps émise (**19**, p. 575) au sujet de l'identité probable de ces Cliones, malgré une sensible différence de taille de leurs tylostyles.

L'Éponge de Hancock perforait le corail de la Méditerranée et possédait des tylostyles aussi gros que ceux de *Cliona celata*, plus courts seulement, affectant la même courbure qu'eux et présentant un renflement basilaire pareil au leur.

Tels sont aussi les caractères du spécimen en question. Mais je n'ai éprouvé aucune difficulté à reconnaître en lui une *C. celata* parce que sa chair contient en abondance les cellules sphéruleuses qui, avec les détails de la conformation des spicules, guident si bien la détermination de cette espèce.

Ce qui le fait sortir de l'ordinaire, c'est que ses tylostyles subissent une assez forte réduction de longueur par atrophie partielle de leur moitié effilée. Ils mesurent, en moyenne, 0mm,15 de longueur sur 0,006 d'épaisseur au-dessous de la tête, et leur tige, de diamètre longtemps uniforme, se marque tout à coup, à une certaine distance de son extrémité, d'une série de constrictions dont la dernière aboutit à un mucron plus ou moins délié. Hancock avait remarqué cette particularité et déclaré que leur pointe est fréquemment mal définie. Dans les papilles comme dans le choanosome, ils se montrent tous ainsi déformés, à l'exception de quelques spicules épars dans la chair, qui sont bien conformés, mais restent grêles (0mm,225 sur 0mm,0015) et servent en quelque sorte de témoins.

La cause de ces altérations échappe. Les observations précédentes porteraient à penser qu'elles dépendent de la nature du support, mais cette explication ne me paraît guère plausible, car *Cliona celata* affecte d'habitude une parfaite indifférence à cet égard. Dans le cas particulier qui nous occupe, elle semble même se développer sans peine, emplissant des galeries très spacieuses d'une chair excessivement molle où les spicules sont fort à l'aise. Il serait plus simple d'invoquer cette influence mystérieuse que nous voyons, dans la même localité, s'exercer de la même façon sur les spicules de certaines Éponges non perforantes, sur les triænes de *Isops canaliculata*, sur les grands oxes de *Topsentia glabra*.

Hymedesmia bistellata (Schmidt) Topsent.

C'est une nouveauté pour la faune d'Algérie, l'espèce n'ayant encore été rencontrée que dans l'Adriatique et sur les côtes méditerranéennes de France.

Prosuberites longispina Topsent.

Nouveau pour l'Algérie, ce *Prosuberites* a déjà été rencontré à Banyuls et à Lesina, dans la Méditerranée, et à Roscoff, dans la Manche.

Le spécimen de La Calle présente, dans l'alcool, une coloration brun foncé qui me fait supposer que, vivant, il a bien pu avoir la teinte roussâtre observée par Lendenfeld dans l'Adriatique (**8**).

Laxosuberites rugosus (Schmidt) Topsent.

Le type de cette espèce provenait des côtes d'Algérie, sans indication de localité.

Laxosuberites rugosus est commun dans les eaux françaises (Cette, Banyuls).

Topsentia glabra (Topsent) Berg.

(Pl. XIV, fig. 6).

Il existe aux Açores une Aciculide revêtante à laquelle j'ai donné, en 1898 (**30**, p. 234), le nom d'*Anisoxya glabra*, changé par Berg, en 1899, en celui de *Topsentia glabra* pour éviter la confusion avec un genre ancien de Coléoptères, *Anisoxya* Mulsant (1856).

J'en découvre, parmi les Éponges de La Calle, une variété représentée par un petit spécimen massif, irrégulier, attaché par un côté au pied d'un polypier et en partie couvert de fragments de Mélobésiées et de plaques de Bryozoaires.

Il se fait remarquer à divers titres. D'abord, il est, dans toutes ses parties, d'un noir intense, cette coloration appartenant en propre à ses éléments cellulaires. Puis, quoique cassant encore, il a une structure plus compacte que d'ordinaire. Enfin, ses grands oxes (fig. 6, *o*) se déforment constamment : leurs extrémités subissent une atrophie partielle indiquée par des étranglements successifs et se terminent en pointes obtuses ; souvent, leur canal axial s'élargit beaucoup aux deux bouts et présente une série de dilatations rappelant ce que nous avons observé sur les triænes de *Isops canaliculata*.

C'est un exemple de plus, pour la faune d'Algérie, qui en est pourtant déjà si riche, d'Éponge siliceuse à spicules tératologiques.

Du reste, les grands oxes de *Topsentia glabra* paraissent jouir d'une sorte de plasticité, s'il est permis de s'exprimer ainsi.

Parmi les Éponges draguées aux Açores par la *Princesse-Alice*

durant sa campagne de 1896, j'ai trouvé, en effet, des spécimens de cette Aciculide dont tous les grands oxes étaient transformés en strongyloxes (**31**, p. 289), sans que leur canal axial en eût éprouvé la moindre altération.

Les grands oxes de la *Topsentia* de La Calle, généralement très courbés au milieu, peuvent dépasser 1^{mm} de longueur et 0^{mm},03 d'épaisseur, mais leurs déformations les raccourcissent ordinairement beaucoup, sans diminuer leur épaisseur.

Les petits oxes, de taille inégale et d'une seule catégorie, mesurent, pour la plupart, 0^{mm},15 à 0^{mm},18 de longueur sur 0^{mm},0025 à 0^{mm},0033 d'épaisseur. Souvent, ils se courbent par deux fois, de part et d'autre et à une certaine distance de leur centre, soit du même côté, soit, plus rarement, en sens inverse (fig. 6, *m*), à la façon de ceux des *Coppatias Johnstoni*, *Spongosorites placenta*, *Spiroxya heteroclita*.

Axinella polypoides Schmidt.

Son existence à La Calle a été indiquée par Schmidt (**13**, p. 9).

Axinella cinnamomea (Nardo) Schmidt.

(Pl. XIII, fig. 2)

Cette Axinelle se trouve dans le même cas que la précédente.

J'en ai photographié un spécimen d'aspect un peu particulier. Il se montre turgescent, glabre et luisant. Cela tient à ce qu'il est en reproduction : son choanosome renferme une grande quantité d'œufs jaunâtres (dans l'alcool), opaques, mesurant 0^{mm},12 de longueur, sur 0^{mm},1 de largeur. Des colonies de *Palythoa*, établies sur ses deux faces, semblent, de ce fait, enfouies dans sa chair plus profondément que de coutume.

Axinella verrucosa (Esper) Schmidt.

Un joli spécimen, haut de 70^{mm} et bien ramifié ; pédicelle long de 25^{mm}, épais de 4^{mm},5 ; rameaux cylindriques, épais de 3^{mm},5.

C'est une nouveauté pour la faune d'Algérie, à la condition, toutefois, que *Axinella salicina* Schmidt représente réellement une espèce distincte.

Ma détermination est basée sur l'existence simultanée d'oxes et de styles dans mon spécimen, alors que Schmidt fait seulement mention de styles chez son *Axinella salicina*. Les particularités qu'il leur reconnaît (pointe mal formée, canal le plus souvent très large) sont d'ailleurs de celles qui se retrouvent, à l'occasion, chez toutes les Axinelles. Les pointes des spicules du spécimen ici en question sont presque toujours déformées par atrophie partielle, et le canal de tous ceux qui, enveloppés dans un réseau de spongine, constituent l'axe solide de ses rameaux, se montre fort élargi sur toute sa longueur. Habitué à rencontrer de semblables conformations, je ne leur attache aucune importance au point de vue spécifique.

Habitat. — Adriatique; Naples (d'après les catalogues de vente d'animaux de la Station zoologique); côtes méditerranéennes de France; La Calle.

Axinella cannabina (Esper) Schmidt.

Je n'admets pas sans hésitation cette espèce comme faisant partie de la faune algérienne, car l'unique spécimen qui semble la représenter dans la collection ne dépasse pas 6mm de hauteur. Cependant, il a conservé après sa longue immersion dans l'alcool une coloration brunâtre foncée. Largement inséré sur une Mélobésiée, il a la forme d'une colonne grêle en bas, élargie vers le haut. Sa surface est tout irrégulière et hispide. Ses strongyles flexueux sont longs et grêles. Assez nombreux dans la plaque basilaire, ils ne constituent pas un axe à la portion dressée du corps. L'ensemble de ces caractères convient certainement beaucoup mieux à *Axinella cannabina* (Esper) qu'à *Axinella erecta* Ridley et Dendy, à laquelle les strongyles flexueux font également songer.

Acanthella acuta Schmidt.

O. Schmidt l'avait signalée à La Calle.

Autant que j'en puis juger par les matériaux en ma possession, elle doit même y être commune.

Acanthella obtusa Schmidt.

Je crois reconnaître cette espèce dans une Éponge rameuse, haute de 43mm, large de 24, formée de rameaux foliacés inégaux, irréguliers, coalescents entre eux, marqués de petites élevûres au sommet desquelles pointent souvent des spicules. La surface, entre ces aspérités, apparaît glabre et luisante. L'ectosome est épais et coriace. La chair est compacte. La consistance générale est flexible et cartilagineuse.

L'ensemble de ces caractères appartient, en effet, en propre au genre *Acanthella*. Malheureusement, la description originale de *A. obtusa* est trop imparfaite pour que je sois sûr de ma détermination. Parmi des généralités sur les *Acanthella*, Schmidt dit simplement leurs spicules longs et diversement courbés, et, en ce qui concerne ceux de *A. obtusa*, il se borne à déclarer qu'ils atteignent très fréquemment une épaisseur de 0mm,137 (plus correctement sans doute 0mm,0137). Sa diagnose latine du genre nous apprend enfin qu'ils ne sont pas enveloppés de spongine.

L'Éponge qui m'occupe ne possède que des styles presque droits ou faiblement courbés, très longs (ils mesurent souvent 1mm,7 à 2mm,2 de longueur) et assez forts (ils ont fréquemment 0mm,017 à 0m,02 d'épaisseur). On en aperçoit cependant çà et là de très grêles (depuis 0mm,003 à peine d'épaisseur) dont la longueur est beaucoup moindre. Leur base est toujours ronde et sans renflement; leur pointe, ordinairement acérée, simple, se déforme assez fréquemment. Ces spicules ne se disposent pas en réseau et ne forment même pas de fibres nettement définies. Ils s'orientent à travers le choanosome en de vagues faisceaux, lâches et divergents, la pointe tournée vers l'ectosome que les plus superficiels d'entre eux peuvent dépasser, notamment au sommet des verrucosités des lobes. De place en place, ils se relient les uns aux autres par des liens de spongine incolore développés seulement soit autour de leur base, soit aux points où leurs tiges viennent à se croiser.

Le spécimen, depuis de longues années dans l'alcool, est maintenant blanchâtre.

J'ai trouvé de cette Éponge, dans la collection du laboratoire Arago, à Banyuls, un autre spécimen qui ne diffère du précédent que par sa taille plus grande (10 cent. de hauteur) et par le nombre plus considérable de ses rameaux foliacés. Il est également blanchâtre dans l'alcool.

S'il s'agit réellement d'*Acanthella obtusa*, on voit que cette espèce, découverte dans l'Adriatique, se répandrait aussi dans toute la Méditerranée occidentale.

Halicnemia patera Bowerbank.

En plaques molles, comme sur les côtes méditerranéennes et océaniques de France (**28**. p. 239).

Nouveauté pour la faune d'Algérie.

Raspailia gracillima Topsent.

L'Éponge à laquelle j'ai donné ce nom (**23**, p. 38) est facilement reconnaissable à sa coloration brun noirâtre et à l'extrême gracilité de ses rameaux, capables quand même de devenir très longs.

La Calle est, sur la côte d'Algérie, la seconde localité où on la rencontre, car M. Ed. Chevreux m'en avait déjà communiqué un spécimen rejeté par la mer dans la baie d'Alger.

J'ai dit ailleurs qu'elle se trouve dans le golfe de Gabès et sur la côte du Roussillon (**26**, p. 119).

Myxilla banyulensis Topsent.

Un jeune individu encore encroûtant, mais à spiculation absolument identique à celle des spécimens de Banyuls (**21**, p. XXIII). Comme de coutume, les deux sortes de microsclères abondent.

Hymeraphia Lacazei Topsent.

Un spécimen parfaitement conforme à la description originale (**18**, p. 541, pl. XXII. fig. 4 et 5).

Peu de temps après sa découverte dans la Manche, j'avais déjà

retrouvé cette intéressante *Hymeraphia* dans la Méditerranée, au cap l'Abeille, près de Banyuls.

Hymeraphia viridis Topsent.

Un spécimen excessivement mince, hispide.

J'ai décrit cette autre *Hymeraphia*, très facile également à caractériser, en 1889, d'après des spécimens provenant du golfe du Mexique (**17**, p. 43).

Depuis, j'en ai reconnu une variété à mégasclères robustes parmi les Éponges draguées par l'*Hirondelle* aux Açores (**20**, p. 114).

Puis, je l'ai retrouvée, typique, à Banyuls (**21**, p. XVII).

Enfin, je la revois dans cette collection d'Éponges de La Calle, conforme encore à la description originale.

Chez *Hymeraphia viridis*, l'ectosome n'a pas de mégasclères propres. Les mégasclères du choanosome sont de deux sortes, les uns et les autres dressés au contact du support. Les mégasclères principaux sont des tylostyles complètement lisses, solitaires, plus ou moins espacés, longs, mais de longueur variable, et, de ce fait, plus ou moins saillants au dehors. Les mégasclères accessoires sont des acanthostyles entièrement épineux, les épines de la base se recourbant vers la tige, solitaires, bien plus nombreux que les tylostyles, mais aussi beaucoup plus courts. Il n'existe qu'une seule sorte de microsclères, des orthodragmates, abondants, composés de raphides grêles en faisceaux compacts, et longs, suivant les individus, de $0^{mm},05$ à 0,07.

Spanioplon pulvinar (Schmidt) Topsent.

Deux nouveaux spécimens se montrent, comme celui de la même localité, dont j'ai parlé dans ma notice de 1898 (**29**, p. 3), complètement dépourvus de microsclères. Tel paraît être décidément le cas le plus ordinaire, quoique Schmidt ait noté à la fois des isochèles et des sigmates dans le type algérien de sa *Myxilla pulvinar*.

Dendoryx incrustans (Johnston) Gray.

Cette Éponge océanique, cosmopolite, commune dans toutes les localités méditerranéennes d'où j'ai tiré ou reçu des matériaux d'étude, doit certainement avoir pris place dans les ouvrages de Schmidt, et je suis convaincu que c'est sous le nom de *Myxilla rosacea* (Lieberkühn) Schmidt qu'elle y figure.

Ridley et Dendy, suffisamment instruits de ce que Schmidt désignait de la sorte, ont décrit (**11**, p. 130) comme variété *japonica* de *Myxilla rosacea* (Liebk.) une Éponge qui appartient, comme Lindgren l'a déjà remarqué (**9**, p. 307), véritablement au genre *Dendoryx* et ne représente, ainsi que la *Myxilla rosacea* (Liebk.) var., de Lambe (**5**, p. 71), qu'une des multiples variations de *Dendoryx incrustans*. J'ai reçu de M. le Rév. A. M. Norman un fragment de « *Myxilla rosacea* » Schm. qui se trouve exactement dans le même cas.

Dendoryx incrustans a déjà été signalée par Schmidt, sous ce nom de *Myxilla rosacea*, sur la côte d'Algérie.

Leptosia Dujardini (Bowerbank) Topsent.

Nouvelle pour la faune d'Algérie, elle est commune dans les eaux de l'Europe occidentale. Je l'ai vue, avec l'Éponge précédente, dans une collection provenant du golfe de Gabès (**23**, p. 37).

Leptosia luciensis Topsent.

L'Éponge de Luc (Calvados) que j'ai décrite en 1888 sous le nom de *Dendoryx luciensis* (**16**, p. XXXVII) prend naturellement place dans le genre *Leptosia* établi depuis cette époque.

Mes *Leptosia exilis* (**21**, p. XXII) de Banyuls et de Porquerolles n'en représentent que des variations individuelles, remarquables par la possession, en quantité prodigieuse, de sigmates, qui faisaient complètement défaut dans le type.

J'ai vu encore de *Leptosia luciensis* un spécimen provenant de

San Miguel des Açores (campagne de la *Princesse-Alice*, 1895), entièrement privé de sigmates, et un autre, de Plymouth, que m'a communiqué M. Minchin, où ces microsclères existent, mais en nombre assez restreint.

Dans celui de La Calle, enfin, les sigmates sont très rares et grêles.

Pour le reste, partout, les mégasclères ectosomiques sont des tylotes lisses à bouts elliptiques bien accusés, les choanosomiques étant des acanthostyles courts, peu épais (0mm,005), entièrement épineux, à épines fortes et droites, dressés solitaires sur le support. Partout, les isochèles abondent, très inégaux dans un même individu. Partout enfin, s'observent en quantité variable, très petits et très grêles, ces microsclères que j'ai signalés dans le spécimen type de Luc (fig. *e*). Seulement, au contraire de ce que j'avais cru voir d'abord, leurs branches se terminent par un crochet presque imperceptible, recourbé en dedans. Généralement en forme d'**U**, ils peuvent subir des modifications chez les divers individus. Ainsi, dans le spécimen de Banyuls, leurs branches se rapprochent et s'allongent et les font ressembler à des lambis courts et très fins ; dans celui de San Miguel, une partie d'entre eux s'enroulent en spirale et simulent de fausses sigmaspires ; ils se comportent presque tous de même dans les spécimens de Porquerolles et de La Calle.

Leptosia baculifera n. sp.

La collection en renferme deux spécimens encroûtants, assez minces, lisses, l'un, jaune, sur un conglomérat de Mélobésiées, l'autre, brun, sur une *Arca*.

Les mégasclères ectosomiques sont des spicules lisses, droits, fasciculés.

Dans le premier spécimen, ils ont une extrémité elliptique à peine renflée et l'autre acérée, non effilée, en pointe brève ; ce sont des tylotornotes ou encore, tant est faible le plus souvent la dilatation de leur bout arrondi, des strongylofornotes. Dans le second, leurs deux

extrémités sont longuement elliptiques, l'une d'elles, cependant, se renflant toujours un peu plus que l'autre ; ce sont donc des inequitylotes ou des strongylotylotes. La variabilité de leurs extrémités, exprimée par le nom choisi pour l'espèce, empêche de les désigner d'un seul mot technique. Ils peuvent dériver aussi bien de tylotes ou de tornotes purs. Leur tige est un tant soit peu plus épaisse dans sa région médiane que vers les bouts en avant de leur léger renflement terminal. De taille sensiblement uniforme, ils mesurent, dans le premier cas, 0mm,215 à 0.23, et, dans le second, 0mm,2 de longueur, en moyenne, sur 0.0032 d'épaisseur au centre.

Les mégasclères du choanosome sont des acanthostyles d'une seule sorte, solitaires, dressés, peu serrés. Ils portent des épines sur toute leur longueur, celles de leur base, légèrement renflée, plus fortes que les autres. Assez égaux entre eux, ils mesurent 0mm,12 à 0,18 dans le premier spécimen, et 0mm,08 à 0.12 dans le second, avec une épaisseur de 0mm,007 à 0.008 à la base.

Ils n'existe, en fait de microsclères, que des isochèles, assez abondants, plutôt grêles, de longueur uniforme dans chaque spécimen, soit 0mm,016 dans le premier, 0,023 dans le second.

La présence d'isochèles permet de distinguer très vite *Leptosia baculifera* de *L. Dujardini* à laquelle elle ressemble beaucoup.

Yvesia rosea Topsent.

Comme chez les *Yvesia rosea* typiques de Banyuls, la spiculation du spécimen, encroûtant et coriace, de La Calle, se compose d'acanthostyles ectosomiques courts, non mélangés d'acanthoxes, de tornotes lisses choanosomiques, longs, fasciculés, et d'isochèles peu nombreux.

Elle diffère déjà bien de la spiculation du type de *Yvesia elegans* (Schmidt) où les spicules ectosomiques étaient des acanthoxes accompagnés de quelques acanthostyles, et où les microsclères faisaient défaut. Mais il y a mieux. J'ai trouvé à Banyuls une *Yvesia* dépourvue d'isochèles et possédant des acanthoxes ectosomiques sans la moindre

addition d'acanthostyles. Celle-ci me paraît représenter la forme la plus pure de *Yvesia elegans*.

Aucune des deux espèces n'avait été rencontrée sur la côte d'Algérie.

Stylotella columella (Bowerbank) Topsent.

Un spécimen revêtant, blanc crémeux à cause du carbonate de chaux pulvérulent dont ses cellules sphéruleuses sont chargées (**18**, p. 537). Orifices aquifères relativement nombreux et assez grands (1mm,5 de diamètre), cratériformes, peu profonds.

C'est une nouveauté pour la faune d'Algérie, mais j'ai signalé l'existence de cette Éponge océanique en divers points de la côte méditerranéenne de France (Banyuls, La Ciotat).

Batzella inops Topsent.

Conforme aux descriptions que j'en ai tracées (**18**, p. 533, et **22**, p. XXXIV).

Nouvelle pour l'Algérie : déjà rencontrée dans le golfe de Gabès (**23**, p. 39).

Gellius angulatus (Bowerbank) Ridley et Dendy.

Spiculation identique à celle de certains spécimens tant du golfe du Lion que de la Manche : oxes assez forts, un peu courbés, longs de 0mm,34, épais de 0,012 ; toxes grêles à angle central un peu arrondi et à bouts réfléchis, mesurant 0mm,05 d'envergure ; sigmates petits et grêles, de 0mm,012 de grand axe. Liens de spongine aux entrecroisements des spicules.

Sur une *Hircinia variabilis dendroides*.

Reniera simulans (Johnston) Schmidt.

J'ai souvent remarqué à Banyuls, où elle est fort commune sous tous ses aspects, que les spécimens de cette Éponge sont généralement plus souples que ceux de la Manche et de l'Océan. Leurs oxes,

conformés de même, ont seulement des dimensions un peu plus faibles; les lignes primaires de leur réseau squelettique comptent un peu moins de spicules de front, mais, en revanche, sont plus riches en spongine.

Les nombreux individus de La Calle que j'ai en main ressemblent de tout point à ceux de Banyuls. Leurs oxes mesurent 0mm,14 à 0mm,15 sur 0mm,008.

Les différences qu'ils présentent avec les plus beaux spécimens de la Manche restent, en somme, assez faibles, puisque les oxes de ceux-ci mesurent 0mm,15 à 0mm,17 de longueur, sur 0mm,01 d'épaisseur.

Rien ne permet de séparer spécifiquement ces Éponges.

Reniera simulans est, d'ailleurs, sujette à des variations individuelles dont la connaissance conduit à fusionner avec elle les *Isodictya dichotoma*, *I. Ingalli* et *Halichondria condensa* de Bowerbank. Sa structure peut encore varier non seulement d'un individu à l'autre, mais dans les diverses parties d'un même individu. Ainsi, souvent, sur nos côtes océaniques, on observe des spécimens rameux dont le bout des branches jouit d'une souplesse comparable à celle des spécimens méditerranéens. Là, la spongine devient abondante, et les oxes, qui, à la base du corps, mesurent 0mm,16 sur 0mm,01, n'atteignent plus que 0mm,09 à 0mm,1 sur 0mm,004.

Le beau développement de la spongine chez *Reniera simulans* dans la Méditerranée me porte à penser que ce doit être cette Éponge dont Schmidt a noté l'existence sur la côte d'Algérie (**13**, p. 7), sous le nom dès lors inutile de *Chalinula renieroides*.

Pachychalina rustica Schmidt.

(Pl. XIII, fig. 4).

De cette Éponge, que Schmidt a déjà signalée à La Calle (**13**, p. 8), j'ai trouvé deux petits spécimens dans la collection, l'un blanc, l'autre brunâtre.

La phototypie, exagérant les crevasses sombres et atténuant, au contraire, les frisons blanchâtres de la surface, a malheureusement

fait perdre beaucoup de sa valeur à la photographie que j'avais prise du premier d'entre eux (fig. 4).

Les oxes mesurent 0mm,2 à 0,24 sur 0,004 à 0,006.

Hircinia variabilis var. dendroides (Schmidt) Lendenfeld.

Déjà citée par Schmidt comme vivant à La Calle.

Stelospongia cavernosa (Schmidt) Lendenfeld.

Inscrite aussi par Schmidt parmi ses Éponges d'Algérie, sans indication de localité.

Stelospongia aspergillum (Schmidt) Lendenfeld.

(Pl. XIII, fig. 5 et 6 ; pl. XIV, fig. 1).

O. Schmidt n'a guère fait connaître que les caractères extérieurs de sa *Cacospongia aspergillum* (**13**, p. 5), mais ils sont assez particuliers pour que je n'aie éprouvé aucune difficulté à reconnaître cette espèce dans une Éponge fibreuse de La Calle dont je fais reproduire la photographie (pl. XIII, fig. 5).

Elle affecte la forme d'un tube membraneux, subcylindrique, déchiré en bas, haut de 8 cent., large de 20 à 25mm. Sa couleur, dans l'alcool, est brun clair. Sa surface, luisante, est rendue fort irrégulière par de nombreux corps étrangers dont elle s'est couverte et dont sa chair est aussi pénétrée ; elle se soulève, en outre, de place en place, en de fins conules qui paraissent correspondre à la terminaison de fibres squelettiques. On peut apercevoir, par transparence d'une mince membrane qui la limite, de fines ponctuations sombres, correspondant certainement aux pores. Au sommet du corps se groupent neuf oscules béants, d'un diamètre de 2 à 4mm, autour desquels les conules sont surtout bien marqués. Ses parois, épaisses de 1mm,5 vers le bas, beaucoup plus minces par endroits, sont presque partout translucides et s'amincissent graduellement vers le haut. Leur face interne se perce de nombreux orifices de 0mm,5 à 0,7 de diamètre, ouverts dans la cavité cloacale. Le corps est naturellement très souple, mais de consistance fort coriace.

Le squelette, dont j'ai photographié en grandeur naturelle un fragment macéré (pl. XIII, fig. 6), est bien celui d'une *Stelospongia*. Il forme de larges mailles irrégulières et se compose de fibres le plus souvent disposées en groupes imitant un treillis.

Au microscope, on distingue deux sortes de fibres (pl. XIV, fig. 1) : les unes, principales, mesurant environ 0mm,2 d'épaisseur, chargées de grains de sable suivant leur axe ; les autres, accessoires, sans grains incorporés, inégales, entrecroisées sans ordre autour des premières, et souvent assez serrées et anastomosées pour imiter des tractus membraneux larges et minces, çà et là perforés. Toutes ces fibres, jaunes ou brunes, striées en long, sont très cassantes.

Euspongia officinalis var. **adriatica** (Schmidt) Lendenfeld.

Nouveauté pour la faune d'Algérie.

Euspongia officinalis var. **exigua** F.-E. Schulze.

Nouveauté pour la faune d'Algérie.

Euspongia irregularis Lendenfeld var. **ramodigitata**, n. var.
(Pl. XIII, fig. 3, et pl. XIV, fig. 3 et 4).

Le spécimen unique, type de cette variété, est une Éponge en buisson offrant une certaine ressemblance avec *Ophlitaspongia coralloides* (Schmidt). Quoique séparée de son support, elle paraît avoir été obtenue presque entière, et la déchirure produite par l'engin, longue seulement de 10mm sur 7mm de largeur, indique qu'elle a vécu fixée par une base étroite ou par un court pédicelle surmontant une plaque basilaire plus ou moins étendue. Ainsi dressée au-dessus de son point d'attache, elle s'est mise très vite à se ramifier. Au niveau même de sa déchirure se trouve l'origine de trois ou quatre branches principales dont la division répétée va constituant vers le haut une arborisation touffue. Les rameaux prennent pour la plupart une direction verticale. Les plus bas d'entre eux s'envoient parfois des anastomoses transversales ou bien deviennent largement concrescents entre eux. Mais, vers le haut, ils

demeurent généralement indépendants sur une assez grande longueur. Ils sont cylindriques, ou légèrement aplatis quand ils s'apprêtent à se diviser encore, droits ou un peu tortueux, obtus ou subbilobés à leur terminaison. Leur diamètre, assez uniforme, est de 4mm.

L'Éponge entière mesure 45mm de hauteur et 50mm de plus grand épanouissement dans sa région supérieure. Elle est souple, tenace, compressible et élastique. Elle a une teinte fauve (*fulvus*) uniforme.

Sa surface est partout couverte de conules fins et mous, hauts à peine de 0mm,5 et distants les uns des autres de 0mm,5 à 0mm,7 tout au plus. Elle est limitée par une mince membrane ectosomique, lisse et transparente, qui se soulève au niveau des conules et laisse, dans les intervalles qui les séparent, apercevoir en sombre des orifices aquifères de 0mm,2 à 0,3 de diamètre. Par places, le long de certaines branches épaisses, quelques-uns de ces orifices se montrent un peu plus vastes que de coutume. Peut-être le rôle d'oscules leur est-il dévolu. Les canaux qui y aboutissent n'atteignent pas un assez fort calibre pour qu'on réussisse à les suivre longtemps. En tout cas, il n'existe pas de cavité cloacale suivant l'axe des rameaux. La coupe transversale d'un rameau dans sa portion libre ne montre que des canaux de 0mm,3 de diamètre, tel que celui dont j'ai marqué la place, en *ca*, fig. 4, pl. XIV.

Par ses caractères extérieurs, l'Éponge de La Calle rappelle beaucoup *Euspongia irregularis* var. *jacksoniana* Lendenfeld, des côtes orientales d'Australie (**6**, p. 254, pl. XXIX, fig. 1). Mais elle a des rameaux plus grêles et des conules plus fins et plus serrés. Ses oscules sont moins distincts. L'étude comparée de leur squelette révèle, d'ailleurs, entre elles des différences essentielles.

A cause de la grande inégalité d'épaisseur de ses fibres connectives, notre *Euspongia* se rapporte aussi à l'espèce *Euspongia irregularis* de Lendenfeld. Les mailles que forment entre elles des fibres de moyenne grosseur sont polygonales, irrégulières, inégales, traversées par des fibres plus fines, en réseau plus serré, mais aussi

irrégulier. Toutes les mailles, sauf celles qui circonscrivent les canaux aquifères restent inférieures à 0mm,2, ce qui exclut tout rapprochement avec la variété *mollior* Schmidt.

Les fibres principales n'ont pas plus de 0mm,05 d'épaisseur (au lieu de 0,1 dans la variété *jacksoniana*). Elles sont jaunes, lisses et, au contraire de celles de *E. i. jacksoniana*, complètement libres de corps étrangers. Leur marge, finement striée en long, entoure une sorte de moëlle granuleuse relativement large. Assez rares dans la profondeur des rameaux (pl. XIV, fig. 4, *f*), elles deviennent nombreuses à la périphérie, chacune d'elles y constituant l'axe d'un conule. Avant de dépasser la surface générale, ces fibres périphériques se relient entre elles par plusieurs travées tangentielles de fibres connectives assez robustes (pl. XIV, fig. 3).

Les fibres connectives sont lisses, pleines, jaunes ou blanches, selon leur épaisseur. Leur diamètre n'excède pas 0mm,22, au lieu de 0,04 chez *E. i. jacksoniana*. Beaucoup mesurent 0mm,017 d'épaisseur, et beaucoup 0,007 seulement. Il en est de plus fines encore (0mm003), mais celles-ci se bornent, en général, à traverser les mailles sans tramer elles-mêmes de réseau.

En somme, *Euspongia irregularis ramodigitata* se trouve caractérisée, en tant que variété, à la fois par sa forme générale et par la gracilité et la pureté de ses fibres.

De ces 40 Éponges, j'en compte 16 qui figurent déjà sur la liste de Schmidt, en admettant que *Myxilla rosacea* (Liebk.) Schm. et *Chalinula renieroides* Schm. se confondent, comme je le pense, avec *Dendoryx incrustans* (Johnst.) Gray et *Reniera simulans* (Johnst.) Schm. Il en reste donc 24, dont 2 nouvelles (*Leptosia baculifera* et *Euspongia irregularis ramodigitata*), qui viennent augmenter notre connaissance de la faune d'Algérie, à la condition que *Erylus discophorus* (Schm.) diffère de *E. mammillaris* (Schm.), *E. stellifer* Tops. de *E. euastrum* (Schm.) et *Axinella salicina* Schm. de *A. verrucosa* Schm.

Nous avons vu (p. 328) la liste des Éponges algériennes signalées par Schmidt se réduire à 64 noms. Si nous y ajoutons 23 espèces ici citées pour la première fois et 6 espèces dont j'ai noté l'existence à La Calle en 1898 (29), et dont une seule (*Erylus stellifer*) s'est retrouvée dans la nouvelle collection, on arrive à un total de 93 Éponges actuellement rencontrées sur la côte d'Algérie.

Les voici énumérées dans un ordre méthodique :

M. O. *Aplysilla rosea* F.-E. Schulze.
M. O. *Geodia cydonium* (O.-F. Müller).
G. (?) *geodina* (Schmidt).
Isops canaliculata (Schmidt).
M. *Caminus Vulcani* Schmidt.
M. *Erylus mammillaris* (Schmidt).
M. O. *E. discophorus* (Schmidt).
E. cuastrum (Schmidt).
M. *E. stellifer* Topsent.
E. (?) *intermedius* (Schmidt).
Stelletta pathologica Schmidt.
S. (*Myriastra*) *simplicissima* (Schmidt).
M. *Penares candidata* (Schmidt).
Ancorina (?) *tripodaria* Schmidt.
(?) *Callites Lacazei* Schmidt.
M. O. *Stryphnus mucronatus* (Schmidt).
M. O. *Pachastrella monilifera* Schmidt.
M. O. *Pœcillastra compressa* (Bowerbank).
M. *Dercitus plicatus* (Schmidt).
M. O. *Corticium candelabrum* Schmidt.
M. O. *Placortis simplex* Schulze.
M. O. *Chondrosia reniformis* Schmidt.
O. *C. plebeja* Schmidt.
M. O. *Cliona celata* Grant.
M. O. *C. viridis* (Schmidt).

M. *Spirastrella cunctatrix* Schmidt.
M. *Hymedesmia bistellata* (Schmidt).
M. O. *Prosuberites longispina* Topsent.
M. *Laxosuberites rugosus* (Schmidt).
L. spongiosus (Schmidt).
M. O. *Suberites domuncula* (Olivi).
M. O. *S. carnosus* (J.) *ramosus* Topsent.
S. hystrix (Schmidt).
M. O. *Tethya lyncurium* (L.).
M. O. *Tuberella aaptos* (Schmidt).
M. *Holoxea furtiva* Topsent.
O. *Topsentia glabra* (Topsent).
M. *Axinella polypoides* Schmidt.
M. O. *A. cinnamomea* (Nardo).
A. salicina Schmidt.
M. *A. verrucosa* (Esper).
M. (?) *A. cannabina* (Esper).
M. *Acanthella acuta* Schmidt.
M. *A. obtusa* Schmidt.
Dictyonella cactus Schmidt.
D. labyrinthica Schmidt.
M. O. *Halichemia patera* Bowerbank.
Syringella syringella (Schmidt).
M. *Raspailia vimialis* Schmidt.
M. *R. gracillima* Topsent.
M. *Agelas oroides* (Schmidt).
Clathria morisca Schmidt.
M. *Ophlitaspongia coralloides* (Schmidt).
O. (?) *arcifera* (Schmidt).
M. *Myxilla banyulensis* Topsent.
M. (?) *armata* (Schmidt).
M. O. *Hymeraphia Lacazei* Topsent.
M. O. *H. viridis* Topsent.

O. *Suberotelites mercator* Schmidt.

M. *Spanioplon pulvinar* (Schmidt).

M. O. *Dendoryx incrustans* (Johnston).

D. (?) *caduca* (Schmidt).

M. O. *Leptosia Dujardini* (Bowerbank).

L. proteidea (Schmidt).

M. O. *L. luciencis* Topsent.

L. baculifera Topsent.

M. *Yvesia rosea* Topsent.

M. O. *Stylotella columella* (Bowerbank).

M. O. *Batzella inops* Topsent.

M. O. *Gellius angulatus* (Bowerbank).

M. *Petrosia dura* (Nardo).

M. *Siphonochalina coriacea* Schmidt.

M. O. *Reniera simulans* (Johnston).

Chalinula membranacea Schmidt.

Sclerochalina asterigena Schmidt.

Pachychalina rustica Schmidt.

M. O. *Spongelia fragilis* (M.) *irregularis* Lend..

M. *Stelospongia scalaris* (Schmidt).

M. O. *S. cavernosa* (Schmidt).

S. aspergillum (Schmidt).

M. O. *Euspongia officinalis adriatica* (Schmidt).

M. *E. o. nitens* (Schmidt).

M. O. *E. o. exigua* Schulze.

M. *E. o. tubulosa* Schulze.

E. irregularis (Lend.) *ramodigitata* Topsent.

M. O. *Hippospongia equina* (Schm.) *elastica* Lendenfeld.

M. O. *Hircinia variabilis dendroides* (Schmidt).

M. *H. v. flavescens* (Schmidt).

M. O. *H. v. mammillaris* (Schmidt).

O. *H. v. lingua* (Schmidt).

Hircinia pipetta Schmidt.

M. O. *H. muscarum* (Schmidt).

M. O. *Aplysina aerophoba* (Nardo).

Si maintenant on cherche à comparer cette sorte d'ébauche de la faune algérienne avec ce que l'on sait des faunes de l'Adriatique ou des côtes occidentales d'Italie et méditerranéennes de France, on constate que, de ces 93 Éponges, celles, au nombre de 63, qui, sur la liste précédente, sont marquées d'un **M.** ont été observées des deux côtés de la Méditerranée. La proportion des Éponges communes de part et d'autre s'élève ainsi d'un peu plus de la moitié (37 sur 64, v. p. 328) aux deux tiers de la totalité.

Si l'on relève, en outre, sur la liste générale qui précède les espèces dont l'existence est connue en dehors de la Méditerranée (celles qui sont marquées d'un **O**), on voit que leur nombre (40) devient presque le double de ce qu'il était (24) sur la liste de Schmidt [1]. C'est la confirmation de ce que j'avançais plus haut au sujet des relations entre les faunes océanique et méditerranéenne.

Il en reste en tout 26 qui n'ont encore été rencontrées que sur les côtes d'Algérie. Mais je doute fort qu'elles soient toutes propres à cette région. Plusieurs me paraissent de valeur suspecte (*Axinella salicina*, par exemple, qui ressemble tant à *A. verrucosa*). Beaucoup, en tous cas, ont été décrites d'une façon tellement insuffisante (*Callites Lacazei*, *Chalinula membranacea*, quatre ou cinq Choristides, deux ou trois Pœciloscléridés) qu'on peut bien les avoir déjà revues sans s'en douter. En somme, les formes dignes d'être retenues comme présentement caractéristiques de la faune ne dépassent pas une dizaine.

Il faut bien dire aussi que les côtes d'Algérie n'ont été l'objet d'aucune exploration sérieuse au point de vue qui nous occupe. C'est ainsi que les quelques échantillons que je tiens de M. de Lacaze-Duthiers me permettent d'augmenter d'un tiers nos connaissances à

[1] *Dercitus plicatus* et *Euspongia officinalis tubulosa* pourraient peut-être même y être dès à présent ajoutées.

ce sujet. Des bancs coralligènes de La Galle seulement on sait vraiment quelque chose. Des 64 Éponges algériennes de Schmidt, 23 y avaient été recueillies, dont 8 se sont retrouvées parmi mes matériaux d'études. J'ai été mis à même d'en signaler 39 autres dans ce mémoire et dans une précédente notice, ce qui porte dès à présent à 62 le nombre des Éponges connues de cette localité. Dans l'ignorance de leur fréquence respective, je me bornerai, pour finir, à en dresser le tableau récapitulatif[1].

Aplysilla rosea F.-E. Sch.
• *Geodia cydonium* (O.-F. Müll.).
Isops canaliculata (Schm.).
Caminus Vulcani Schm.
Erylus discophorus (Schm.).
• *E. cuastrum* (Schm.).
E. stellifer Tops.
• *E.* (?) *intermedius* (Schm.).
Pachastrella monilifera Schm.
• *Callites Lacazei* Schm.
Dercitus plicatus (Schm.).
Placortis simplex F.-E. Schm.
* *Cliona viridis* (Schm.).
C. celata Grant.
Hymedesmia bistellata (Schm.)
Prosuberites longispina Tops.
Laxosuberites rugosus (Schm.)
Suberites carnosus ramosus Tops.
Holoxea furtiva Tops.
Topsentia glabra (Tops.).
* *Axinella polypoides* Schm.
* *A. cinnamomea* (Nardo).
• *A. salicina* Schm.
A. verrucosa (Esper).
A. cannabina (Esper).
* *Acanthella acuta* Schm.
A. obtusa Schm.
• *Dictyonella cactus* Schm.
• *Syringella syringella* (Schm.).
Halicnemia patera Bow.
Raspailia gracillima Tops.
• *Agelas oroides* (Schm.).
Myxilla banyulensis Tops.
Hymeraphia Lacazei Tops.
H. viridis Tops.
Spanioplon pulvinar (Schm.).
Dendoryx incrustans (Johnst.)
Leptosia Dujardini (Bow.).
L. luciensis Tops.
L. baculifera Tops.
Yvesia rosea Tops.
Stylotella columella (Bow.).
Batzella inops Tops.
Gellius angulatus (Bow.).
* *Petrosia dura* (Nardo).

[1] L'asterisque désigne celles de Schmidt que j'ai retrouvées, et le point noir celles que je n'ai pas eu l'occasion de revoir dans la collection.

* *Siphonochalina coriacea* Schm.

Reniera simulans (Johnst.).

• *Chalinula membranacea* Schm.

• *Sclerochalina asterigena* Schm.

* *Pachychalina rustica* Schm.

• *Stelospongia scalaris* (Schm.).

S. cavernosa (Schm.).

S. aspergillum (Schm.).

Euspongia officinalis adriatica (Schm.).

• *E. o. nitens* (Schm.).

E. o. exigua F.-E. Sch.

E. o. tubulosa F.-E. Sch.

E. irregularis ramodigitata Tops.

• *Hippospongia equina elastica* Lend.

* *Hircinia variabilis dendroides* (Schm.).

• *H. v. flavescens* (Schm.).

• *Aplysina aerophoba* (Nardo).

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. Bowerbank (J.-S.), Contributions to a general history of the *Spongiadæ*, Part III (*Proceed. Zool. Soc.*, London, 1872).
2. Dendy (A.), Catalogue of non-calcareous Sponges collected by J. Bracebridge Wilson, in the neighbourhood of Port Phillip Heads, Part II (*Proc. Roy. Soc. of Victoria*, vol. VIII, p. 14-51, Melbourne, 1895).
3. Hancock (A.), On the excavating powers of certain Sponges belonging to the genus *Cliona* (*Ann. and Mag. of nat. hist.* (2), III, p. 321, 1849).
4. Kirkpatrick (R.), Description of Sponges from Funafuti (*Ann. and Mag. of nat. hist.* (7), VI, p. 345-360, pl. XIII-XV, 1900).
5. Lambe (L.-M.), On some Sponges from Pacific coast of Canada and Behring sea (*Trans. Roy. Soc. Canada*, section IV, p. 67, pl. III-VI, 1892).
6. Lendenfeld (R. von), A monograph of the horny Sponges (London, 1889.)
7. — Die Tetractinelliden der Adria, mit einem Anhange über die Lithistiden (*Denkschr. d. Kais. Akad. d. Wiss., mat.-naturw. Classe.* Bd. LXI, Wien, 1894).
8. — Die *Clavulina* der Adria (*Nova acta, Abhandl. der Kaiserl. Leop. Carol. Deutsch. Akad. der Naturforscher*, LXIX, Nr. 1, Taf. I-XIII, Halle, 1896, déc. 1897).
9. Lindgren (N.-G.), Beitrag zur Kenntniss der Spongienfauna des malayischen Archipels une der chinesischen Meere (*Zool. Jahrbüch.* XI, s. 283, Taf. XVII-XX, Iena, 1898).

10. Marenzeller (E. von), Über die adriatischen Arten der Schmidt'schen Gattungen *Stelletta* und *Ancorina* (*Annalen des K. K. naturhistorischen Hofmuseums*, Bd. IV, Heft I, s. 7, Taf. II-III, Wien, 1889).

11. Ridley (S.-O.) and Dendy (A.), Report on the *Monaxonida* collected by H. M. S. « Challenger » during the years 1873-76 (Edinburgh, 1887).

12. Schmidt (O.), Die Spongien des adriatischen Meeres (Leipzig, 1862).

13. — Die Spongien der Küste von Algier, mit Nachtragen zu den Spongien des adriatischen Meeres (Leipzig, 1868).

14. Sollas (W.-J.), Report on the *Tetractinellidæ* collected by H. M. S. « Challenger » during the years 1873-76 (Edinburgh, 1888).

15. Thiele (J.), Kieselschwämme von Ternate. *I* (*Abhandl. d. Senckenb. naturf. Gesellsch., Käkenthal II, Reiseergebnisse*, Bd. III, s. 19-80, Taf. II-III, Frankfurt-a.-M., 1900).

16. Topsent (E.), Notes spongologiques (*Arch. de Zool. exp. et gén.* (2), VI, *Notes et Revue*, p. XXXIII-XLIII, 1888).

17. — Quelques Spongiaires du banc de Campêche et de la Pointe-à-Pitre (*Mém. Soc. Zool. de France*, II, p. 30-52, 1889).

18. — Essai sur la faune des Spongiaires de Roscoff (*Arch. de Zool. exp. et gén.* (2), IX, p. 523-554, pl. XXII, fig. 1-8, 1891).

19. — Deuxième contribution à l'étude des Clionides (*Arch. de Zool. exp. et gén.* (2), IX, p. 555-592, pl. XXII, fig. 9-17, 1891).

20. — Contribution à l'étude des Spongiaires de l'Atlantique Nord (*Résultats des campagnes scientifiques du yacht* « Hirondelle », fasc. II, Monaco, 1892).

21. — Diagnoses d'Éponges nouvelles de la Méditerranée et particulièrement de Banyuls (*Arch. de Zool. exp. et gén.* (2), X, *Notes et Revue*, pl. XVII-XXVIII, 1892).

22. — Nouvelle série de diagnoses d'Éponges de Roscoff et de Banyuls, (*Arch. de Zool. exp. et gén.* (3), I, *Notes et Revue*, p. XXXIII-XLIII, 1893).

23. — Campagne de la « Melita », 1892. Éponges du golfe de Gabès (*Mém. Soc. Zool. de France*, VII, p. 37-44, pl. I. 1894).

24. — Étude monographique des Spongiaires de France, I. *Tetractinellida* (*Arch. de Zool. exp. et gén.* (3), II, p. 259-400, pl. XI-XVI, 1894).

25. — Étude monographique des Spongiaires de France, II, *Carnosa* (*Arch. de Zool. exp. et gén.* (3), III, p. 493-590, pl. XXI-XXIII, 1895).

26. — Matériaux pour servir à l'étude de la faune des Spongiaires de France (*Mém. Soc. Zool. de France*, IX, p. 113-133, 1896).

27. — Spongiaires de la baie d'Amboine. Voyage de M. Bedot et C. Pictet dans l'archipel malais (*Revue Suisse de Zoologie*, IV, fasc. 3, p. 421-487, pl. XVIII-XXI, Genève, 1897).

28. — Sur le genre *Halicnemia* Bowerbank (*Mém. Soc. Zool. de France*, X, p. 235-251, 1897).

29. — Sur quelques Éponges de la Calle recueillies par M. H. de Lacaze-Duthiers (*Arch. de Zool. exp. et gén.*, *Notes et Revue*, n° 3, 1898).

30. — Éponges nouvelles des Açores, 1re série (*Mém. Soc. Zool. de France*, XI, p. 225-255, 1898).

31. — Étude monographique des Spongiaires de France, III, *Monaxonida (Hadromerina)* (*Arch. de Zool. exp. et gén.* (3), VIII, p. 1-331, pl. I-VIII, 1900).

32. Vosmaer (G.-C.-J.), The Sponges of the Leyden Museum. I. The Family of the *Desmacidinæ* (*Notes from the Leyden Museum*, vol. II, p. 99-164, 1880).

33. — Preliminary notes on some Tetractinellids of the bay of Naples (*Tijdschr. d. Ned. Dierk. Vereen.* (2), IV, 3, Leiden, 1894).

34. Weltner (W.), Beiträge zur Kenntniss der Spongien. (*Inaugural-Dissertation*, Freiburg-I.-B., 1882).

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE XIII.

Fig. 1. *Erylus stellifer* Topsent (p. 342). Spécimen gr. nat.
o, o, oscules.

2. *Axinella cinnamomea* (Nardo) Schmidt (p. 348). Spécimen turgescent, en reproduction. Gr. nat.

3. *Euspongia irregularis ramodigitata* Topsent (p. 359). Spécimen vu d'en haut. Grossi 1 10.

4. *Pachychalina rustica* Schmidt (p. 357). Spécimen gr. nat.

5. *Stelospongia aspergillum* (Schmidt) Lendenfeld (p. 358). Spécimen gr. nat.

6. Portion du squelette de cette Éponge. Gr. nat.

7. *Erylus discophorus* (Schmidt) Sollas (p. 338). Spécimen gr. nat.
o, l'oscule.

PLANCHE XIV.

Fig. 1. *Stelospongia aspergillum.* Fibres, × 25.

2. *Erylus discophorus.* Microsclères, × 320.
s, sterraster, de face ; *p,* sterraster, de profil ; *a,* oxyaster ; *m,* microrhabdes.

3. *Euspongia irregularis ramodigitata.* Terminaison d'une fibre principale à la surface du corps, × 105.

4. *E. i. ramodigitata.* Portion du squelette à l'intérieur du corps, × 105. *f,* coupe d'une fibre principale ; *ca,* place d'un canal aquifère.

5. *Isops canaliculata* (Schmidt) Topsent (p. 334). Spiculation.
t, triænes, × 225.
s, sterraster normale ; *r,* sterraster mal formée ; *a,* sphéraster, × 340.

6. *Topsentia glabra* (Topsent) Berg (p.347). Spicules, × 180.
o, extrémités de grands oxes ; *m,* petits oxes diversement courbés.

RECHERCHES

DE

CYTOLOGIE GÉNÉRALE

SUR LES ÉPITHÉLIUMS

L'APPAREIL PARIÉTAL, PROTECTEUR OU MOTEUR. LE ROLE DE LA COORDINATION BIOLOGIQUE

PAR

P. VIGNON

PRÉPARATEUR DE ZOOLOGIE A LA SORBONNE

AVANT-PROPOS

Le mémoire, que je présente ici, est le fruit de trois années de recherches, effectuées à la Sorbonne, dans le laboratoire que M. le professeur Yves Delage dirige avec une autorité si haute et si incontestée. J'ai éprouvé d'une façon constante, pendant ces trois années, comme élève d'abord, puis comme préparateur de sa chaire, le précieux appui de son exemple et de ses conseils, heureux de me trouver plus à même d'en profiter, à mesure qu'il me faisait l'honneur de m'accueillir plus intimement dans sa famille scientifique.

M. le Dr E. Hérouard, maître de conférences à la Sorbonne, m'a, pendant ces trois années, soutenu, pour ainsi dire chaque jour, de sa science si vaste et si sûre et de son expérience consommée. Ce

n'est pas seulement de son obligeance qu'il convient de le remercier, c'est de son dévouement, de ce dévouement qui caractérise les vrais maîtres et dont les élèves sentent la nécessité de se rendre dignes par leurs efforts.

M. le Dr A. Labbé, chef des travaux pratiques à la Sorbonne et secrétaire général de l'*Année Biologique*, a bien voulu me prêter son appui en tout occasion. Je lui suis particulièrement reconnaissant de ce qu'il m'a signalé de nombreux mémoires et m'a facilité ainsi le travail ingrat de la bibliographie actuelle.

Une grande partie des observations, que je consignerai dans cette étude, ont été faites sur un matériel rapporté du laboratoire de Roscoff, que dirige aujourd'hui M. le professeur Delage. Le célèbre et regretté fondateur de ce laboratoire, M. le professeur de Lacaze-Duthiers, dont j'avais eu le grand honneur d'être l'élève, avait bien voulu m'y recevoir chaque été pendant trois ans. J'y avais parfois profité de ses conseils. En outre, je m'y étais rencontré avec M. le professeur Pruvot, avec M. le Dr Boutan, maître de conférences à la Sorbonne; ces messieurs m'ont souvent soutenu dans mes recherches. Je dois une mention spéciale de sympathie à mon collègue et ami M. A. Robert, agrégé de l'Université. En sa qualité de préparateur-directeur du laboratoire de Roscoff, il a exercé à mon égard une hospitalité parfaite, avec sa bonne grâce habituelle. A Roscoff encore, le dévoué gardien du laboratoire, M. Marty, dont la science zoologique et la complaisance sont si connues, m'a rendu de très grands services.

J'ai, à Paris même, reçu plusieurs envois d'animaux vivants, provenant du laboratoire de Roscoff. M. le professeur Pruvot, directeur du laboratoire de Banyuls, et M. le Dr Racovitza, sous-directeur du même laboratoire, m'ont fait de très précieux envois de Cténophores fixés. J'ai eu recours également, à cet effet, au laboratoire de Naples.

M. le professeur Lambert, directeur de la station sericicole de Montpellier, a eu la grande bonté de m'envoyer à deux reprises, dès le début du printemps, des Vers-à-soie de différents âges.

J'ai plaisir à rappeler ici les heures, agréables et fécondes, que j'ai passées à la Société zoologique de France. Il m'a été particulièrement précieux de voir mon admission, parmi les membres de cette Société, coïncider avec la présidence de M. le professeur Yves Delage, présidence dont notre Société gardera le souvenir, en se félicitant de l'impulsion nouvelle que M. Delage a su donner à ses travaux. J'exprime tout mon respect et toute ma gratitude à M. le professeur R. Blanchard, de l'Académie de médecine, le secrétaire général honoraire et le véritable fondateur de notre Société, ainsi qu'à M. le Dr Trouessart, notre président actuel, et je remercie tout particulièrement de sa si parfaite bienveillance notre secrétaire général, M. le Dr Guiart, professeur agrégé à la Faculté de médecine.

M. le professeur de Lacaze-Duthiers m'avait fait l'honneur, quelques semaines avant sa mort, d'admettre ce mémoire dans ses *Archives de Zoologie expérimentale*. Les deux directeurs actuels des *Archives*, MM. Pruvot et Racovitza, ont bien voulu ratifier cette décision. Je suis heureux de leur témoigner toute ma gratitude pour l'appui qu'ils m'ont donné en vue de l'exécution de mon travail.

Je dois dire ici quelques mots sur la genèse, la signification générale et le plan de cette thèse.

Ce mémoire est né, comme la plupart des recherches expérimentales, des hasards de l'observation journalière. Sans doute, il est parfois bon de demander à la nature, comme entrée de jeu, une réponse à des questions déterminées. Mais cette méthode est celle des maîtres. Appliquée d'une façon inhabile, elle offrirait certains dangers. La nature ne répond pas à qui ne met pas la main sur la clef du mystère. Au contraire, elle montre parfois, à l'observateur novice qui l'interroge sans idées préconçues, la voie qu'il lui sera bon de suivre.

On sait quel engin de pêche usité constituent les larves de

Chironomus plumosus. En cherchant, dans l'examen de leurs épithéliums intestinaux, une confirmation aux doutes qui s'étaient présentés à mon esprit, au sujet de la signification des boules sarcodiques, j'y rencontrai, outre ce que je désirais trouver, toutes sortes de choses que je ne cherchais pas. La présence de cils vibratiles chez cet Arthropode ; les caractères remarquables du plateau cellulaire en rapport avec les cils ; la transparence des tissus, permettant d'étudier sur le vivant toutes les différenciations fibrillaires ; le mode très particulier de la sécrétion de la membrane péritrophique et l'appareil singulièrement perfectionné qui vient en aide aux cellules mères de cette membrane : certains dispositifs des cellules épithéliales, etc..., toutes ces circonstances, qui s'offraient d'elles-mêmes à mon observation, devaient déterminer le sens de mes recherches.

C'est ainsi que, désireux de relier les conditions des plateaux ou des cuticules avec celles des cils vibratiles, ainsi que les unes et les autres avec celles du cytoplasma formateur, je fus amené à placer au centre de ce mémoire l'examen des appareils que la cellule met en œuvre pour se protéger vis-à-vis du milieu extérieur liquide, ou pour agir sur lui mécaniquement. Par la suite, afin de mieux connaître le fonctionnement de l'appareil protecteur, je dus étendre quelque peu mes recherches du côté de l'excrétion des produits sécrétés.

La critique des théories récemment proposées, relativement au rôle des granulations basilaires des cils vibratiles et à leurs rapports hypothétiques avec les centrosomes, me conduisit, en outre, à m'occuper de ces organes centraux, non pas au point de vue de la fonction qu'ils peuvent remplir dans la mitose, mais afin de déterminer s'ils se trouvent ou non constamment présents dans la cellule épithéliale quiescente et s'ils y constituent ou non un *kinocentre*.

Enfin, après avoir élucidé de mon mieux les structures et les rapports de l'appareil ciliaire, il était naturel que je m'occupasse du mode de fonctionnement de cet appareil. Le côté le plus attachant

de ce dernier problème concernait le rôle du cytoplasma dans le mouvement vibratile. D'ailleurs, c'était là encore une manière de préciser les rapports des cils vibratiles avec l'élément cellulaire qui les forme, ainsi qu'avec l'être dont cet élément fait partie.

En réalité, le fonctionnement élémentaire de l'appareil vibratile nous demeure caché. Toutefois, nous pouvons acquérir des notions, d'un ordre plus général, en nous bornant, pour l'instant, à poser cette question déterminée : l'être intervient-il, comme cause directrice, dans le mouvement ciliaire ?

Or, c'est chez les Protistes qu'il est le plus aisé de constater cette intervention, parfaitement réelle. Mais aussitôt surgit une vérité nouvelle : les Protistes, qui sont dépourvus de tout centre nerveux morphologiquement définissable, vont-ils donc être capables d'une *coordination motrice* ? Il est parfaitement certain qu'ils possèdent ce pouvoir.

Mais, s'il en est ainsi, il apparaît que c'était une besogne vaine que de chercher à ramener, chez les êtres supérieurs, à une combinaison toute mécanique d'aiguillages et de réflexions intercellulaires, le *quid proprium* que, malgré nos efforts, nous laissions subsister toujours entre les deux branches de l'arc reflexe. Voilà que manque, chez les Protistes, ce mécanisme pluricellulaire compliqué, sur le mystérieux pouvoir duquel nous nous blasions un peu, à force d'avoir démonté les pièces de l'instrument ; ici le mécanisme n'est plus perceptible, mais le pouvoir reste.

En réalité, ce n'est pas que le dispositif mécanique fasse défaut ; mais il est maintenant tout entier renfermé dans l'impénétrable réseau du protoplasma, organisé en une cellule unique. Le pouvoir coordinateur appartient même aux fragments isolés de cette cellule et cela d'une manière relativement homogène.

A défaut de l'agencement mécanique moléculaire, encore inaccessible, nous apprenons à connaître la propriété fondamentale de ce protoplasma. Nous savons désormais que la matière vivante, chez un être donné, acquiert ce qu'il faut pour transformer les

stimuli, pour répartir l'énergie à sa façon et produire des mouvements coordonnés. Alors la vie psychique devient possible.

S'il en est ainsi, nous ne pouvons guère nous refuser plus longtemps à rattacher, à une action régulatrice du même ordre, les faits si extraordinaires de *corrélation organique* que tout naturaliste a cent fois observés sur l'animal entier, ou sur ses tissus disséqués. Ces faits deviennent plus apparents encore, quand, poussant notre analyse jusqu'aux cellules, nous voyons, sur nos préparations, ces petites masses de protoplasma se disposer dans un ordre défini, pour se différencier et travailler harmoniquement. Dans toute l'organogénèse, le biologiste verra à l'œuvre, et cela d'autant plus clairement que son esprit sera plus positif, une *coordination trophique, force morphogène*, s'exercant sur la cellule unique du Radiolaire ou de la Diatomée, comme sur les cellules innombrables d'un animal supérieur. Peu importe ici la nature de cette force : elle s'impose, au même titre que la volonté consciente.

On ne pensera pas que nous fassions appel à une double coordination, l'une motrice, l'autre trophique. L'être n'est pas double. C'est le même protoplasma qui est le porteur de l'une comme de l'autre de ces deux activités. En réalité, le système nerveux, quand il s'isole en organe, en même temps qu'il représente l'instrument visible de la coordination motrice, est l'expression la plus parfaite de la coordination trophique. La coordination motrice, la coordination morphogène, sont un double aspect de l'*activité biologique spécifique*. (*Cf.*, ch. III, les observations sur les Tentaculifères.)

La synthèse des faits d'expérience ne nous révèle rien de plus. A leur tour, ces faits eux-mêmes, envisagés isolément, nous montrent les actes de la force centrale décomposables en travaux élémentaires. Ces travaux sont tous, sans exception, d'ordre physico-chimique, puisqu'il s'agit d'assimiler, ou de désassimiler, de la matière et de l'énergie.

Les faits, qui se rattachent au travail de la coordination biologique, relèvent des *causes centrales*. Mais, partout, les actions

intermoléculaires, analytiquement dissociées, constituent des *causes immédiates*.

Qu'il s'agisse des réactions qui se produisent entre l'être et son milieu intérieur, entre l'être et son milieu extérieur, ou même entre deux molécules de l'être, ces causes immédiates provoqueront, au même titre, toute la série des tropismes et tactismes. Pratiquement, il paraît convenable de réserver ce terme de tactisme ou de tropisme, pour les réactions exercées entre l'être et son milieu ambiant.

Ces tactismes, pour employer désormais le mot dans son sens restreint, possèderont, eux aussi, une action morphogène, action secondaire par rapport à celle des causes centrales, action certaine cependant. En effet, à chaque instant, l'être, plongé dans son milieu ambiant, constitue, avec ce milieu, un système matériel déterminé. L'équilibre de ce système, d'où résulte, en définitive, la forme de l'être, est le fruit de la lutte que se livrent toutes les forces en présence. Les forces, dont le substratum est extérieur à l'être, sont actives, comme la force biologique centrale.

Ainsi donc, en résumé, la *cause centrale*, décomposable, analytiquement, en *causes immédiates intérieures à l'être*, ainsi que les *causes immédiates extérieures à cet être*, tels sont les éléments dont la connaissance doit nous permettre de définir l'équilibre dynamique actuellement réalisé. Mais qu'est-ce que la recherche de cet équilibre actuel, sinon la poursuite des CAUSES ACTUELLES, poursuite vers laquelle M. DELAGE a si judicieusement orienté les efforts des biologistes?

Un mot encore : si notre travail journalier est, de toute évidence, un travail d'ordre analytique, si nos recherches sont, pratiquement, tournées vers la poursuite des causes immédiates, quelle utilité y a-t-il donc à invoquer l'action d'une cause biologique centrale?

Ce n'est pas *utilité* qu'il faut dire : la notion de la cause centrale est, à nos yeux, d'une *impérieuse nécessité*. Il est nécessaire de voir l'être tel qu'il est ; il est nécessaire d'embrasser l'organisme d'un regard d'ensemble ; car nous ne le décomposons en ses éléments que

pour mieux le voir vivre ensuite ; il est nécessaire d'habiller avec des mots, seuls perceptibles à nos sens, des réalités dont la nature intime reste inconnue, afin de rendre témoignage de la vérité qui domine la biologie tout entière. Cette vérité, la voici : *il existe une subordination effective, de la molécule à l'énergide cellulaire, de cette énergide élémentaire à l'énergide totale : cette dernière, c'est l'être spécifique, c'est la personne biologique, personne dont la coordination manifeste l'unité.*

Voilà, pensons-nous, ce qu'on voit, dès qu'on renonce à charger l'intelligence humaine d'édifier, sur des fondements tout subjectifs, une nature, artificiellement ramenée au niveau de cette intelligence.

Mais comment un être, fait de parties sans cesse modifiées, peut-il constituer une unité biologique? Ici, nous ne poserons pas cette question. Il nous suffira de constater le fait d'expérience, fait que toute considération théorique affaiblirait. Ce sont donc les limites de ce mémoire que nous indiquons actuellement : un biologiste pur n'est par armé pour aborder ces difficultés. Voici pourquoi :

Il est impossible d'examiner utilement les problèmes théoriques de la biologie, si l'on n'a pas fait une excursion préliminaire sur le domaine de la science générale.

Il est bien entendu que le monde biologique est en union intime avec le monde minéral : perpétuellement, la physiologie analytique s'occupe des communes relations de ces deux mondes. La biologie générale synthétique ne doit pas, elle non plus, reculer devant un pareil examen. Mais, de même que la physiologie s'appuie sur les découvertes de la physique et de la chimie dans l'ordre de l'analyse, la biologie générale devra s'appuyer sur ces mêmes découvertes, effectuées dans l'ordre de la synthèse. Autrement dit, toute doctrine générale, édifiée sur le terrain biologique, n'aura d'autre valeur que celle qu'elle tirera de l'étude du monde minéral, envisagé tel qu'il est, tel qu'il fonctionne.

Or, à côté de certaines théories, limitées dans leur portée, théories

que nous examinerons au cours de ce travail, sans pouvoir les admettre, nous côtoierons, en outre, des doctrines plus vastes, non plus seulement biologiques, mais cosmologiques. Ces doctrines, ce sont le mécanisme radical et l'hylozoïsme. Ce sont elles qui opposeront, au fait de la coordination des Protistes, leurs axiomes *a-priori*.

Ces doctrines se présentent à nous avec un patronage physico-chimique, qui fait leur force apparente. Si donc nous devions les soumettre à un examen tant soit peu approfondi, il faudrait demander aux physiciens et aux chimistes ce qu'ils en pensent réellement. C'est dans un mémoire ultérieur que nous nous efforcerons d'effectuer cette enquête.

Autant qu'il est possible d'en juger par un premier examen rapide, dont nous avons consigné les résultats dans une causerie, faite en 1900 à la Société zoologique de France, l'opinion de la science du monde minéral n'est pas plus favorable, soit au mécanisme radical, soit à l'hylozoïsme, que ne peut l'être celle de la science biologique.

Il est donc bien entendu que, dans ce mémoire, nous ne franchirons pas les limites de l'observation directe, immédiate, des faits biologiques et que nous resterons indifférent aux considérations théoriques, à la lumière desquelles certains naturalistes semblent avoir, parfois, envisagé la vie.

Voici maintenant quelques indications, relatives au plan que nous suivrons.

Dans les mémoires qui sont de l'ordre des monographies, le corps même du travail est nourri de la description des planches. Ici, nous devrons procéder autrement. Nous serons obligé d'aborder des questions très diverses et très spéciales ; pour les résoudre, nous aurons à faire allusion à un certain nombre de dessins, pris chaque fois dans la série presque entière de nos préparations. Nous aurons donc à citer une même figure plusieurs fois, en l'envisageant à des points de vue différents. Il sera nécessaire qu'à ce moment le dessin,

dont nous invoquerons le témoignage en vue de résoudre un problème particulier, puisse être considéré comme connu. Il faudra que le lecteur sache où en trouver rapidement la description et soit mis à même de contrôler incessamment nos déductions.

A cet effet, nous présenterons, dans une première partie, une *lecture objective* de nos préparations. Nous effectuerons cet examen en nous tenant le plus près possible de la nature, directement consultée.

C'est encore dans cette première partie que nous pourrons donner une idée un peu complète, non seulement de la physionomie d'ensemble des éléments que nous représenterons, mais, quand il y aura lieu, de celle du tissu dans lequel nous les aurons prélevés, en vue de notre description. Nous ne quitterons pas le terrain de la cytologie générale, si, de la sorte, nous faisons entrevoir, toutes les fois que l'occasion s'en présentera, comment les éléments épithéliaux, en s'acquittant de leur tâche propre, collaborent à une œuvre biologique commune.

A cette lecture des préparations fera suite une seconde partie, consacrée à l'examen des questions de détail qui rentreront dans notre programme. Cette seconde partie comprendra l'historique de ces questions, les critiques dont les travaux antérieurs paraîtront immédiatement passibles, enfin les réponses que les faits nous auront fournies.

Les trois chapitres qui formeront les grandes sections de cette partie, consacrée aux *argumentations spéciales*, correspondront, le premier, à l'étude de l'appareil protecteur de la cellule, considéré dans sa structure, ses rapports et son fonctionnement ; le second, à l'étude de l'appareil vibratile, dans sa constitution cytologique ; le troisième, à celle de ce même appareil vibratile, dans son fonctionnement biologique.

Mais cette argumentation, pour être suffisamment complète, devra être longue : une *récapitulation générale*, divisée de la même façon, permettra au lecteur de se rendre un compte exact de l'enchaî-

nement des idées, tout en lui offrant toutes les facilités désirables, pour se reporter ensuite à l'examen des questions qui l'intéresseraient particulièrement. C'est avec grande raison que M. Delage insiste sur les avantages que présente, dans tous les cas, une récapitulation de ce genre. Ici, elle s'imposera, en raison même de la multiplicité des problèmes de détail que nous aurons dû aborder.

La table bibliographique présentera les mêmes divisions que le mémoire lui-même. En procédant de la sorte, nous serons sans doute entraîné à quelques répétitions ; mais les avantages sont incontestables.

En principe, la lecture des préparations ne comportera aucun historique. Nous n'aurons pas, en effet, dans un mémoire de cytologie générale, à nous occuper de questions histologiques et moins encore anatomiques ; quant à l'historique cytologique, il est réservé pour la seconde partie. Cependant il pourra se faire que, pour la clarté de l'exposition, nous ayons à citer, de loin en loin, quelque mémoire, au cours de notre première partie. Dans ce cas, l'indication bibliographique se trouvera au bas même de la page.

Nous considérons que les limites, assignées à nos recherches au point de vue théorique, nous permettent de laisser de côté tous les travaux d'ordre général, pour nous occuper exclusivement de ceux dans lesquels auront été abordés des problèmes cytologiques spéciaux, compris dans le cadre de notre étude.

Néanmoins, ce serait manquer gravement à un devoir, dont nous nous acquittons ici avec empressement, que de ne pas rappeler la part prépondérante qu'a prise M. le Professeur Delage à l'orientation nouvelle qui se manifeste dans la science biologique. Je veux parler de cette tendance, à remettre chaque élément à sa place de bataille et à envisager, dans son ensemble, l'activité que manifeste l'être complet. Si nous pouvons, au cours d'un travail consacré à l'étude des épithéliums, nous occuper, (sans avoir à nous en excuser), à côté de tissus divisés en cellules, d'épithéliums syncytiaux, ou même de Protistes ; si nous pouvons ainsi prendre notre bien où nous

le trouvons, c'est beaucoup aux déclarations, faites par M. Delage en 1896, que nous devons cette liberté nécessaire [1] : Un Protiste, une couche protoplasmique parsemée de noyaux, un feuillet fait de cellules subordonnées à une force morphogène générale, un feuillet dans lequel les cellules sont, morphologiquement, aussi indépendantes que de véritables bourgeons, — toutes formations que nous rencontrerons, — ce sont là, pour nous, autant d'épithéliums, biologiquement parlant. A nos yeux, est un épithélium, au sens large, toute masse de substance vivante qui est en relation directe, d'une part avec le milieu extérieur, de l'autre avec le milieu intérieur.

Morphologiquement parlant, la masse en question peut toujours être considérée comme constituant un feuillet refermé sur lui-même. Cela est vrai du microscopique Protiste, tout aussi bien que du Métazoaire compliqué. Un épithélium ne devient une paroi, développée en surface ouverte, que lorsque nous en isolons un fragment, pour les besoins de l'étude analytique.

PREMIÈRE PARTIE

LECTURE OBJECTIVE DES PRÉPARATIONS [2]

PLANCHE XV

Chironome (Intestin larvaire).

Fig. 1. — Schéma général de l'intestin larvaire, extrait après la section de la tête et de la queue. × 10. — *I. A.* Intestin antérieur, avec les glandes salivaires aux énormes noyaux saillants et aux conduits excréteurs capillaires. *I. M.* Intestin moyen divisé en un proventri-

[1] Delage Y., 1896. — La conception polyzoïque des êtres. (*Rev. Sci.*), 4e s., V, n° 21, 641-653.

M. Labbé a soutenu des idées analogues :

Labbé A., 1896. — La différenciation des organismes. (*Ibid.*), VI, n° 25, 774-779.

[2] On se demandera pourquoi les planches, qui accompagnent ce mémoire, ne sont pas disposées dans l'ordre général de la classification zoologique. C'est parce que mes recherches sur la larve de *Chironomus*, constituant le fondement de ce travail et ayant fourni la clef de diverses questions, c'est par cette larve que doit s'ouvrir la série des dessins.

Sauf indications contraires, les figures sont exécutées au grossissement de 1100

cule et un ventricule chylifique. Le ventricule chylifique lui-même comprend trois régions. Dans la troisième région débouchent les tubes de Malpighi. *I. P.* Intestin postérieur, divisé en trois régions.

Fig. 2. — Proventricule et valvule cardiaque. Obj. 5. Ocul. 2, × 90. Fixation à l'alcool acétique de Carnoy (trois heures). Coloration double à l'hémalun et à la rubine *S.* La figure représente une section longitudinale. Le côté droit de la coupe est seul dessiné. *Ep. Œs.*, Épithélium œsophagien, formant, avec les muscles circulaires *Mu*, la paroi directe de la valvule cardiaque. Cette valvule est creusée d'un grand sinus sanguin *S. valv.* La paroi réfléchie de la valvule limite, avec les saccules que constitue l'intestin moyen à son début, le proventricule *Prv.* Les saccules glandulaires du proventricule sont disposés en une vingtaine de rangées longitudinales formées, chacune, de trois saccules superposés. Des bandes musculaires longitudinales et circulaires séparent les saccules. *Lam*, laminoir annulaire servant, à la fois, à l'évacuation dans le ventricule chylifique du liquide clair que sécrètent les saccules et au parachèvement de la membrane péritrophique *M. pér.* On voit que cette membrane, qui ne se colore pas par la rubine, est sécrétée sous forme de chitine fluide par les premières cellules de l'intestin moyen, *Cel. M. pér.* Cette nappe chitineuse forme un manchon qui se moule sur la cuticule très mince, *Cut.*, de la paroi réfléchie de la valvule cardiaque. Elle est ensuite laminée entre deux bagues chitineuses; elle se trouve entraînée dans cet appareil par suite de la tension que les aliments, renfermés dans le cylindre péritrophique, exercent sur les parois de

environ, avec la chambre claire de Leitz. Je me suis servi, à cet effet, de l'excellent objectif 1/16 de Leitz et de son oculaire 2.

Les autres systèmes optiques, employés le plus souvent, ont été les suivants :

Objectif 2, oculaire 2 ..... × 53
Objectif 5, oculaire 2 ..... × 315
Objectif 7, oculaire 2 ..... × 590

Mon réactif colorant ayant été, dans le plus grand nombre des cas, l'hématoxyline à l'alun de fer de M. Heidenhain, je me dispenserai de donner le nom du colorant toutes les fois que ce réactif aura été employé seul. Je tiens à dire que mes coupes ont été toutes mordancées de 15 à 24 heures à l'alun de fer, puis colorées pendant 24 heures à l'hématoxyline. La coloration s'est, par suite, produite d'une manière très intense. Mes dessins phototypés sont d'ailleurs des copies scrupuleusement exactes de mes préparations. Pour être certain d'obtenir, avec l'hématoxyline au fer, une bonne différenciation, sans dépôts ni taches d'aucune sorte, il m'a suffi de laisser mes préparations très peu de temps dans les alcools, au moment de la déshydratation, et très peu aussi dans l'essence de cèdre ou le xylol. Généralement, la déshydratation de mes fragments, qui étaient fort petits, a été complète en deux heures, et l'éclaircissement en un quart d'heure. La pénétration de la paraffine, sauf exceptions, n'a pas demandé plus d'un quart d'heure.

ce cylindre lorsqu'ils avancent dans l'intestin sous l'action de la *vis a tergo*.

Fig. 3 et 4. — Détails du laminoir. Même réactifs.

La figure 3 reproduit l'aspect de la bague chitineuse externe, *Ba. chi. ext.*, sécrétée par l'épithélium de l'intestin moyen, lequel représente, en ce point, un cylindre, circonscrit à celui que constitue la paroi réfléchie de la valvule cardiaque. On voit que la bague épaisse, modérément dure, plus ou moins vacuolisée, est sécrétée à l'état liquide au travers des intervalles que laissent les bâtonnets de la bordure en brosse, *B. Br.*

La figure 4 ne reproduit qu'une partie de la bague chitineuse externe. On y voit la membrane péritrophique comprimée entre cette bague externe et l'appareil chitineux interne du laminoir. Pour constituer cet appareil interne, la cuticule de la paroi réfléchie de la valvule cardiaque, paroi syncytiale, s'épaissit en une bague chitineuse interne très dure et très fuchsinophile, *Ba. chi. int.* Cette bague maintient la rigidité du cylindre intérieur. La portion du laminoir, à qui échoit le rôle mécanique le plus actif, est la mince bague accessoire, *Ba. acc.* La bague accessoire s'oppose, en outre, au reflux des aliments ou des liquides qui pénètrent librement entre la bague interne et la membrane péritrophique. Placée là comme le *cuir embouti* d'un piston, elle évite le décollement du manchon chitineux semi-fluide, décollement qui serait la conséquence de ce reflux.

On se rendra, ici, un compte immédiat du rôle que joue, dans la constitution de cet appareil élégant, la force centrale biologique. Il faut, d'une part, que la valvule cardiaque se régularise et que la cuticule de sa paroi réfléchie devienne rigide, à partir du point de rebroussement, en s'épaississant d'une façon très élégante. Il faut que la paroi de l'intestin moyen, occupée, un peu plus haut, un peu plus bas, à des fonctions toutes différentes, conserve ou reprenne le caractère d'un épithélium à cellules à peu près cubiques : ce n'est là le caractère habituel d'aucun intestin moyen. Il faut que le rayon du cylindre circonscrit, que constitue, de la sorte, l'intestin moyen, soit dans un rapport fixe avec celui de la paroi réfléchie de la valvule. Pendant ce temps, la paroi directe de cette valvule conserve ses fonctions de sphincter œsophagien. Comme telle, elle possède, nous le verrons, une cuticule épaisse et souple ; ce caractère de la cuticule sera tout autre sur le feuillet réfléchi de la valvule. Il

faut que le cylindre circonscrit, que forme l'intestin moyen, sécrète une bague externe ; pour expliquer la sécrétion de cette bague, on on n'invoquerait que difficilement l'action irritante (?) de la chitine semi-fluide qui s'écoule dans le laminoir[1]. Il faut que la bague interne différencie, à son sommet, une bague accessoire très mince, au bord libre tranchant, bague que la pression du manchon chitineux semi-fluide aura sans doute rabattue dans la direction de l'écoulement. La bague accessoire doit être mince et tranchante, pour que la pression du liquide, intérieur au cylindre péritrophique, l'applique contre la nappe chitineuse, et qu'elle puisse, de la sorte, jouer son rôle de *cuir embouti*. C'est même cette pression interne qui doit redresser un peu son bord libre, tel que nous le voyons sur la figure 4. Et puis tout cela ne servirait de rien, si les premières cellules de l'intestin moyen n'avaient pas reçu, en même temps, pour leur compte, la faculté de sécréter une chitine, dont la constitution chimique doit être, par dessus le marché, soigneusement déterminée.

On voit qu'il faut l'accord d'une foule de conditions, à la réalisation desquelles l'être travaille, tout comme s'il était monocellulaire, et d'une façon que nous sèrions bien empêchés d'expliquer.

Quand nous aurons dit que, en chaque point, le cytoplasma possèdera la structure et l'activité qu'il faut qu'il ait, nous n'aurons évidemment rien dit du tout, qui dépasse la simple constatation d'un fait. Ce fait reste mystérieux, mystérieux comme tous ceux qui se rattachent au travail d'une activité spécifique.

Fig. 5. — Détail de l'épithélium œsophagien, pris vers le bas de la paroi directe de la valvule cardiaque, sur une section transversale. On voit la chitine, sécrétée à l'état semi-fluide, prenant la couleur surtout dans sa zone externe plus condensée et plus durcie.

Fig. 6. — Une des cellules mères de la membrane péritrophique. La chitine fluide s'écoule en nappe, à côté d'une vésicule sarcodique qui, ici, est de toute évidence, le produit d'une altération. Les poils de la bordure en brosse, sous la tension du liquide intérieur, se sont écartés les uns des autres et garnissent le col de la vésicule sarcodique. Cette dernière est rendue granuleuse par suite de l'action du réactif fixateur.

Fig. 7. — Détail de la paroi des saccules glandulaires du proven-

[1] Nous verrons ailleurs diverses cuticules formées en raison d'une action interne, sans l'intervention d'aucune irritation venue de l'extérieur.

tricule. Tandis que les cellules mères de la membrane péritrophique ne sont autre chose que les premières cellules de l'intestin moyen, non déformés, mais adaptées à une fonction spéciale, les cellules du proventricule sont le fruit d'une différenciation morphologique nouvelle. La paroi, s'étant étirée dans son ensemble et plissée en digitations, que maintient le réseau musculaire aux mailles spécifiquement élargies, l'épithélium, de cylindrique qu'il était dans le type primitif, est devenu pavimenteux. Remarquer l'effet visible de cet étirement dans la diminution graduelle de la hauteur des cellules qui sécrètent la membrane péritrophique.

Le cytoplasma, finement granuleux, est représenté tel qu'on le voit à l'immersion sur le tissu frais. *Ect.*, zone ectoplasmique différenciée en bâtonnets cylindriques, nettement distincts du réseau cytoplasmique. Exceptionnellement, sur le vivant, j'ai aperçu les bâtonnets de la bordure en brosse écartés les uns des autres de près de 1 μ, cela sur des régions très limitées. Cet aspect est figuré en *Bat. l.*, où l'on voit les bâtonnets se dresser isolément et libres de toute gangue.

Fig. 8. — Fragment d'une cellule de la région II du ventricule chylifique. Fixation : ac. osmique à 1.5 0/0, 20" ; puis sublimé acétique 15'. Violet de gentiane. Remarquer les granulations basilaires de la brosse. Ces granulations sont contingentes. En examinant une série de coupes collées sur la même lamelle, on s'aperçoit que le réactif ne les a décélées que sur un groupe déterminé de cellules. La safranine les colore souvent. L'hématoxyline ferrique ne les colore pas.

Fig. 9. — Même région. Même fixation. Coloration double à l'hématoxyline d'Ehrlich et à la rubine. Remarquer la haute bordure en brosse. Les bâtonnets, pour deux des cellules représentées, portent à leur extrémité de beaux *cils vibratiles*. Ces cils étaient en vibration au moment ou le tissu a été fixé. On voit que les cils sont surajoutés au schéma qui convient aux Arthropodes.

L'acide osmique n'a pas très bien fixé les noyaux.

Fig. 10. — Ensemble de croquis exécutés sur les tissus frais[1]. Pour la clarté de l'exposition, on a coloré ces croquis en tenant

[1] Par suite d'une erreur du graveur, dans plusieurs des croquis qui composent cette figure, principalement en *h*, *i*, *k*, la bordure en brosse est représentée comme suspendue au-dessus de la ligne *x y*, le lecteur voudra bien rétablir les contacts.

compte des indications que la figure 9 vient de donner. Ces dessins représentent les conditions diverses auxquelles répondent, soit les bordures en brosses, soit les cils, vibratiles ou immobiles. Tout ce qui est en rouge correspond à la bordure en brosse et, à l'exception du dessin *f*, rentre dans le type général des cellules intestinales des Arthropodes. Les cils représentés en bleu se surajoutent à ce type général.

La ligne *xy* représente la paroi supérieure des cellules. Il n'y a aucune relation nécessaire entre ce qui est dessiné en-dessus de cette ligne et ce qui est en-dessous. Autrement dit, on pourrait faire glisser toute la partie inférieure de la figure latéralement, sans sortir des conditions réalisées chez l'animal. Le dessin *l* fait seul exception. Il correspond à la région I de l'intestin terminal ; dans cette région le cytoplasma n'est jamais fibrillaire.

a). Bordure en brosse homogène, tout à fait semblable à une membrane. Des fentes perpendiculaires à la paroi libre, visibles de loin en loin dans cette soi-disant membrane, révèlent cependant sa vraie nature. Cet aspect est fréquent dans la section II du ventricule chylifique, jamais on ne le rencontre dans le proventricule, ni dans la section I du ventricule chylifique, ni dans les tubes de Malpighi. — Dans ces diverses régions, nous rencontrons normalement l'aspect *b* ; ce dessin convient aussi, très fréquemment, à la section II du ventricule chylifique. — Dans cette dernière section la brosse peut être assez haute, comme le montre le croquis *c* ; elle atteint 18 à 20 μ dans des cas exceptionnels. — L'aspect *d* caractérise les dernières cellules des tubes de Malpighi, placées tout près de l'embouchure de ces tubes. Les poils de la brosse, hauts de 10 à 20 μ, y sont agglutinés fréquemment en pinceaux souples. — En *e* nous voyons une brosse ciliforme à poils immobiles. On trouve souvent des cellules de cette sorte disséminées dans la section II du ventricule chylifique. Chez un animal exceptionnel, j'ai vu, sur toute la longueur de la section II du ventricule chylique, la bordure en brosse transformée ainsi en cils magnifiques. *Sur une grande partie de l'organe, les cils, ainsi dérivés de la bordure en brosse, étaient en vibration*, comme le montre le croquis *f*.

Ainsi donc, partis en *a* d'une bordure en brosse analogue à une membrane, nous sommes maintenant en présence de véritables cils vibratiles, fruits de l'évolution de la brosse. Mais cette évolution est

exceptionnellement poussée aussi loin, même chez le Chironome larvaire. Elle s'arrête, dans la règle, au stade *e*.

Le dessin *g* nous montre maintenant des cils tout à fait distincts des bordures en brosse. En effet, ils se rencontrent sur un petit nombre de cellules de la section III du ventricule chylifique, région dans laquelle les cellules, quand elles ne sont pas ciliées, ne possèdent pas de plateau. Les cils sont donc ici une formation nouvelle.

Cette région III est assez opaque et se contracte beaucoup lorsqu'on cherche à examiner le tissu sur le vivant. J'ai cependant pu l'oberver chez quelques animaux : les cils y étaient immobiles.

Les dessins *h, i, k,* se rapportent à la section II du ventricule chylifique. *On y voit des cils vibratiles typiques, portés par des bordures en brosse normales.* Le croquis *k* convient aussi à la région I du ventricule chylifique, région dans laquelle la bordure en brosse est toujours très basse (pas plus de 1 μ généralement).

Maintenant que nous connaissons les types *h, i, k,* qui sont identiques aux plateaux ciliés des Mollusques, des Echinodermes, des Vertébrés, etc., nous pouvons y rapporter le type aberrant *f*, en supposant que ce dernier dérive du type normal des plateaux ciliés, par suite d'une fusion secondaire de l'appareil vibratile (en violet sur mes dessins), avec l'appareil protecteur (en rouge).

Les croquis *l* et *m* se rapportent à l'intestin terminal, pourvu d'une mince cuticule chitineuse. Dans la section I de l'intestin terminal on rencontre des régions plus ou moins limitées qui portent des touffes de cils flexibles ; mais je n'ai jamais vu ces cils en vibration. Ni sur le vivant, ni sur les coupes colorées à l'hémalun, au violet de gentiane, à la safranine ou à l'hématoxyline ferrique, je n'ai vu les cils percer nettement la cuticule. Ces cils sont sûrement protoplasmiques ; il est certain qu'ils traversent la cuticule, mais peut être la traversent-ils sous la forme de très fins tractus inframicroscopiques.

En résumé, nous rencontrons, chez la larve de Chironome, quatre sortes de cils. Les uns dérivent de la bordure en brosse, les autres sont les homologues des cils des autres classes d'animaux, c'est-à-dire qu'ils sont, ontogénétiquement, indépendants du plateau et se surajoutent à la paroi libre, de quelque façon que celle-ci soit constituée.

Au point de vue des différenciations intracytoplasmiques, la série

des dessins de *a* à *m* prouve qu'on peut trouver le cytoplasma organisé en fibrilles longitudinales sous-pariétales, que la cellule soit pourvue ou non de cils vibratiles, garnie ou non d'une bordure en brosse. Les cas extrêmes sont, d'une part, celui ou le cytoplasma n'est pas du tout strié (section I de l'intestin postérieur, en *l*), et, d'autre part, celui où les fibrilles longitudinales supérieures rejoignent les fibrilles basilaires (section II de l'intestin postérieur, figuré ici en *m*, et qu'on verra mieux dans la planche suivante). La zone ectoplasmique, quand elle est différenciée, se trouve dépourvue de granulations et d'enclaves : *a*, *f*, *h*,. Sur le vivant, elle semble parfois homogène, mais, sur les coupes, on la trouve décomposée en bâtonnets réfringents : *c*, *k*.

PLANCHE XVI

Chironome (intestin larvaire) *suite et fin.*

Détails des éléments cellulaires pris dans l'intestin moyen ou l'intestin postérieur.

Fig. 1. — Fragments des cellules du proventricule. — *a*). Fixation au liquide de Zenker. La bordure en brosse est sensiblement chromatique. A sa base, les microsomes cytoplasmiques simulent des granulutions basilaires. Le cytoplasma est très granuleux, comme c'est le cas fréquent après une fixation au sublimé acétique simple, au lieu que le liquide de Zenker fournit généralement des fixations plus parfaites. — *b*). Fixation très bonne à l'alcool acétique de Carnoy. Le cytoplasma révèle un réseau délicat. Les microsomes sont invisibles et l'absence des granulations basilaires est manifeste. La comparaison des figures *a* et *b* nous avertit de ne pas attacher d'importance théorique au fait que telle région témoigne d'une affinité particulière pour l'hématoxyline ferrique. On voit en *a* la bordure en brosse colorée ; elle est incolore en *b*. D'ailleurs, en règle générale, cette bordure est loin d'être sidérophile. Pense-t-on qu'il y ait défaut d'homologie entre les bâtonnets du dessin *a* et ceux du dessin *b* ? Nullement, il y a simplement une certaine différence d'ordre histochimique. Par avance, nous nous rendons compte que la différence, entre les granulations basilaires sidérophiles et celles qui ne le sont pas, ne sera pas plus fondamentale.

Fig. 2. — Section I du ventricule chylifique. Fixation à l'alcool

acétique de Carnoy. Nous rencontrons ici une déformation très singulière de l'épithélium de l'intestin moyen. Généralement, le long de cet intestin moyen, on trouve la face basale des cellules disposée plus ou moins selon la surface d'un cylindre, abstraction faite des plissements qu'occasionnent les contractions musculaires. La face supérieure de l'épithélium est alors assez souvent bossuée (*Cf.* fig. 5, 7). Ici, c'est l'inverse qui se produit. La face basale de la paroi cellulaire est soulevée en mamelons coniques ou hémisphériques. La face supérieure est presque plane, ou légèrement déprimée, dans les parties qui correspondent à l'axe des mamelons.

Il paraît intéressant d'analyser, au point de vue du rôle que joue ici la coordination trophique, le mode de formation de cet épithélium si singulier.

Nous écartons tout d'abord, comme n'offrant aucun caractère bien mystérieux, le fait des dépressions que manifeste la face intestinale de l'épithélium. Il est assez simple d'y voir l'effet de la légère constriction qu'exercent, sur la face opposée de l'épithélium, les bandes musculaires. Je ne parle pas d'une constriction active ; car, sur le vivant, les dépressions sont parfois assez fortes tout en restant constantes pendant toutes la durée de l'observation. Il semble que la cause de la constriction soit plutôt à chercher dans l'élasticité permanente des bandes musculaires.

Pour que les mamelons aient pu se former, il a fallu tout d'abord que les muscles se disposent suivant les mailles d'un réseau rectangulaire, parfaitement régulier. Après quoi, ou en même temps, il a fallu que la face profonde de l'épithélium subisse un accroissement spécial. Il ne s'agit pas là d'une turgescence banale, puisque l'épithélium, loin de se gonfler, de même, du côté intestinal en face des mamelons, s'y montre plus ou moins déprimé. D'autre part, l'accroissement est resté limité à la face profonde. C'est le contraire de ce qui s'était produit lorsque les saccules du proventricule ont pris naissance. Enfin, en même temps que la paroi profonde s'accroissait, le cytoplasma différenciait, à la base des cellules, une couche de bâtonnets cylindriques, perpendiculaires à la paroi. Si on tient compte des adhérences que le cytoplasma doit établir entre les bâtonnets juxtaposés, on se rend compte que les bâtonnets renforcent la paroi, la maintiennent, tout en permettant des échanges faciles entre le cœlome et la cellule.

Pour expliquer ces actions coordonnées, limitées d'ailleurs à une zone bien définie de l'épithélium intestinal, il serait tout à fait illusoire d'invoquer des tactismes. Nous voyons agir ici une force morphogène spécifique. Cette force ne tient aucun compte de la dispositions des limites cellulaires. Les énergides contigus sont dans une dépendance aussi étroite que si le tissu était syncytial.[1]

Le cytoplasma, très clair sur le vivant, possède, après fixation à l'alcool acétique, une structure réticulée assez lâche. A mesure qu'on se rapproche de la région basale, on trouve le réseau épaissi par places en courts segments sidérophiles. Ce sont ces segments qui, au nombre de deux, trois ou davantage, forment, en se plaçant bout à bout, les bâtonnets basaux.

Il ne faut pas confondre ces bâtonnets avec les fibrilles basales ordinaires. Ces dernières (*Cf.* fig. 14), résultent d'une simple régularisation du réticulum. Ici, la régularisation se complique d'une transformation histo-chimique particulière.

Quel est le rôle de cet épithélium ? Peut-être un rôle d'absorption. De fait il absorbe le bleu de méthylène, ce que ne paraît pas faire le reste de l'intestin moyen. Mais je n'ai pas grande envie d'attacher une importance capitale à ce caractère, car il serait bien invraisemblable que les cellules de la si longue région II du ventricule chylifique fussent dépourvues d'un rôle de résorption. Evidemment, la présence des mamelons accroît l'intensité des échanges entre le cœlome et l'épithélium, mais dans quel sens s'effectuent ces échanges ? Nous l'ignorons encore.

Les petites cellules, qu'on rencontre assez fréquemment à la base de l'épithélium, ne paraissent pas franchir le stade où se trouve

[1] Il est à peu près inutile d'allonger notre description avec des considérations destinées à démontrer qu'il ne peut s'agir ici de tactismes. D'une part, le même liquide cœlomique baigne, ici et ailleurs, la face profonde de l'épithélium. De l'autre c'est un liquide intestinal, qui n'est certainement pas identique à celui qu'on rencontre plus bas dans la section II du ventricule chylifique, mais qui se modifie perpétuellement, suivant l'état physiologique de l'animal. Si quelque chose est spécifiquement différent, c'est le cytoplasma épithélial ; mais non pas lui seul, puisque les bandes musculaires ont suivi une évolution corrélative.

Faisons encore observer que, immédiatement au-dessus de cette section I du ventricule chylifique, l'épithélium ne présente plus la moindre tendance à accroître sa face profonde ; les bandes musculaires circulaires ne sont pas en contact, et cependant la basale s'inscrit sur un cylindre parfait. Voici un tout autre état d'équilibre, en rapport avec la nécessité qu'il y a de former l'anneau externe du laminoir. En remontant toujours, nous pénétrons dans le proventricule, et les conditions se modifient à nouveau.

celle qui est représentée dans cette figure 2. Ce ne sont pas des cellules de remplacement.

Fig. 3. — Croquis exécuté sur le vivant. Les bâtonnets, décrits à propos de la figure 2, sont très refringents, parfaitement cylindriques et brusquement interrompus du côté du cytoplasma non différencié.

Fig. 4. — Détails de la paroi supérieure du même épithélium. — *a*), croquis exécuté sur le vivant. Les cils vibratiles qui, sur des animaux en parfait état, se rencontrent fréquemment dans cette région, sont représentés sur une partie du croquis. Se reporter à la figure 10 de la planche XV et spécialement au croquis *k*.

b). Croquis exécuté après fixation au sublimé acétique et coloration à l'hématoxyline ferrique. La zone ectoplasmique striée manquait, ou bien n'a pas été respectée dans une fixation trop brutale. Des microsomes simulent des granulations basilaires. La brosse, ainsi qu'il est normal, reste incolore.

c). Croquis exécuté après fixation au liquide de Zenker et coloration à l'hématoxyline ferrique. La zone ectoplasmique est bien fixée, Pour le cytoplasma granuleux et la brosse chromatique. *Cf.* la figure 1 ci-dessus.

Les figures 5, 6 et 7 se rapportent à l'épithélium du ventricule chylifique, région II. Cet épithélium porte toujours une bordure en brosse, plus ou moins haute. Chez les animaux en parfait état, il se montre, tantôt pourvu, tantôt dépourvu de cils vibratiles. Les cils vibratiles y contractent avec la bordure en brosse les relations expliquées à propos de la figure 10 de la planche XV.

Contrairement à ce qui a lieu pour la section I du ventricule chylifique, la section II, après dissection, forme toujours des vésicules sarcodiques d'altération, parfois énormes. La section I n'en formait jamais. Néanmoins, si la fixation intervient sans que les tissus aient éprouvé de compression, la section II se fixe parfaitement. Les cœcums proventriculaires étaient beaucoup plus altérables. La section III du ventricule chylifique, dont nous allons parler tout-à-l'heure, est assez résistante. On verra dans notre seconde partie que nous distinguons nettement la tendance à la production des vésicules sarcodiques, d'avec les fonctions sécrétrices que peut posséder une cellule. C'est pourquoi, ici, nous passons très rapidement sur cette question.

Fig. 5 — Fixation à l'alcool acétique de Carnoy. Coloration à l'hématoxyline ferrique qui, contrairement à la safranine ou au violet de gentiane, ne révèle pas de granulations basilaires. *Cf.* la figure 8 de la planche XV. Dans le sein du cytoplasma des trois cellules adultes de la figure 5, ont été représentées des granulations qui sont ici identiques aux centrosomes des auteurs.

Ces granulations sont très inconstantes et très irrégulières, au triple point de vue de leur nombre, de leur situation, de leur forme. On verra par la suite que nous refusons de les homologuer avec des corpuscules centraux.

Nous retrouvons ici l'épithélium, à cellules semi-indépendantes, rentrant dans le type normal, dont celui de la section I s'écartait si singulièrement.

Les cellules embryonnaires visibles sur la figure, à la base de l'épithélium, sont destinées à s'intercaler entre les cellules adultes, plutôt, semble-t-il, qu'à les remplacer. Du moins, n'ai-je pas constaté de chutes cellulaires.

Fig. 6. — Même région. Fixation au sublimé alcoolique. Remarquons de suite les nombreuses granulations, dont plusieurs se trouvent groupées en *diplosomes*. La bordure en brosse porte des cils vibratiles, qui étaient en vibration sur l'animal vivant. Les cils se distinguent de la bordure, par leur chromaticité plus accentuée.

Remarquer le noyau à magnifique boyau nucléinien, tout pareil aux noyaux caractéristiques de la région I du ventricule chylifique. (*Cf.* les noyaux tout autres de la figure 5, tout aussi bien fixés cependant). Remarquer l'absence de granulations basilaires décelables par l'hématoxyline ferrique, malgré que la zone ectoplasmique striée conserve encore de nombreux empâtements colorés.

Fig. 7. — Fixation double : d'abord à l'acide osmique à 2 0/0, pendant 20 secondes, puis au sublimé acétique pendant 20 minutes. L'acide osmique a détérioré les noyaux comme dans la figure 6. Point de granulations basilaires, malgré l'empâtement considérable de toute la zone fonctionnelle de la cellule. Les réactifs permettent de distinguer nettement la bordure en brosse, peu chromatique, d'avec les cils vibratiles très sidérophiles. Les cils, amincis à leurs deux extrémités, se continuent avec les bâtonnets de la brosse.

Il serait peut-être imprudent d'affirmer que les granulations, dont la moitié supérieure de la cellule est parsemée, représentent les pro-

duits de sécrétion. Rien ne nous renseigne à cet égard d'une façon un peu précise.

Fig. 8. — Section III du ventricule chylifique. Fixation à l'alcool acétique de Carnoy. Coloration soit à l'hémalun, soit à l'hématoxyline ferrique, soit au violet de gentiane, soit à la safranine. La vibratilité des cils n'a pas été constatée. (*Cf.* pl. XV, fig. 10, *g*). Point de phénomènes sécrétoires apparents.

C'est au milieu de cette section III, sur la crête de la courte valvule pylorique qu'elle constitue, que viennent déboucher les tubes de Malpighi. La cuticule chitineuse, caractéristique de l'intestin postérieur, se prolonge parfois jusqu'à la crête même de la valvule. Je ne suis pas certain que cette disposition soit constante.

Fig. 9. — Portion de l'épithélium des tubes Malpighi. Fixation à l'alcool acétique. Coloration à l'hémalun. Les cellules ont leur paroi fonctionnelle, tantôt unie, tantôt profondément lobée ; cette dernière disposition augmente la surface sécrétante. Des liquides colorés, tels que le rouge neutre, introduits dans la cavité générale, traversent cet épithélium par une filtration tranquille, sans provoquer aucun phénomène vésiculaire. Mais la plus légère compression détermine la formation de nombreuses boules sarcodiques. Celles-ci peuvent se succéder au même point. Une première, assez petite, apparaît et reste sessile ; une seconde plus grosse se forme par-dessous, et reste sessile également. Les boules peuvent aussi se détacher et flotter dans le tube, sans en franchir l'orifice capillaire.

Fig. 10. — Les dernières cellules du tube de Malpighi, tout près du débouché de ces tubes dans l'intestin. Fixation à l'alcool acétique. Coloration à l'hémalun. Bordure en brosse élevée. Parfois cette brosse se montre plus haute encore, jusqu'à atteindre 18 à 20 μ ; dans ce dernier cas, elle est plus ou moins agglutinée en touffes de poils souples. (*Cf.* la fig. 10 de la pl. XV, type *d*).

Fig. 11. — Epithélium de la région I de l'intestin terminal. Fixation à l'alcool acétique. Coloration à l'hémalun. (La fixation à l'acide picronitrique, avec coloration au violet de gentiane ou à la safranine, ou encore la fixation au sublimé, avec coloration à l'hématoxyline ferrique, donnent des résultats analogues). Remarquer les touffes de cils, dont la vibratilité n'a pas été constatée, quoique ces cils soient très aisés à observer sur le vivant. (*Cf.* pl. XV, fig. 10, *l*).

Fig. 12. — Croquis exécuté sur le vivant. Même région. Les cils

forment ici une touffe limitée. Ils sont parfaitement flexibles ; les courants intestinaux les courbent doucement.

Fig. 13. — Même région, mêmes traitements. La cuticule se montre fréquemment décollée sur les coupes. Les cils lui demeurent adhérents.

Fig. 14. — Section II de l'intestin terminal. La figure représente, dans son ensemble, une des cellules géantes qui constituent ici l'épithélium. Cette figure est à deux fins. Dans la partie supérieure, elle se rapporte à un tissu fixé à l'alcool acétique et coloré à l'hémalun. Dans sa partie inférieure, elle représente un croquis exécuté sur le vivant.

Cet épithélium prêterait à des réflexions, analogues à celles que nous avons faites à propos de la figure 2. En effet, ici encore, la paroi supérieure de l'épithélium demeure plane ; la paroi basale subit une croissance qui détermine la formation d'un mamelon, saillant dans le cœlome. Il y a cependant, sans parler de la forme surbaissée du mamelon, certaines différences.

Ici, c'est une cellule unique qui forme le mamelon ; cette cellule, au premier coup d'œil, semblerait représenter un élément, morphologiquement indépendant. Ce fait ne doit pas nous faire oublier la subordination étroite qui régnait entre les cellules de la figure 2. Si nous mettons en parallèle, d'une part les résultats obtenus par l'épithélium dans ces deux cas, résultats qui sont presque identiques, de l'autre les moyens employés, qui paraissent si différents, nous conclurons simplement que ces moyens sont, en réalité, beaucoup moins différents qu'ils ne le paraissent : il importe fort peu qu'un territoire, morphologiquement défini, soit mono ou pluricellulaire.

D'ailleurs, si l'on croyait à l'indépendance réelle des cellules de cette section II de l'intestin terminal, on aurait tort. Il faut, en effet, tout d'abord, une raison à la différenciation si subite de cette section II. Cette raison nous demeure cachée, je le veux bien, mais elle ne peut être que d'un ordre très supérieur aux tactismes immédiats qui ont lieu d'une cellule à sa voisine, ou de la cellule au milieu ambiant. Il faut encore, comme tout à l'heure, une raison à ces faits, corrélatifs l'un de l'autre, de l'écartement des bandes musculaires et de la croissance spécifique de la paroi profonde.

Quant aux fibrilles basales, qui, ici, sont coniques et vont en

s'atténuant vers le centre de l'élément, tout en rejoignant celles qui émanent de la paroi supérieure, elles représentent une régularisation du réticulum, beaucoup plus simple que celle qui donnait naissance aux bâtonnets chromatiques de la figure 2. D'ailleurs les fibrilles de cette figure 14 jouent, elles aussi, un rôle de soutien. Au lieu de fortifier simplement la paroi basale, elles maintiennent la cellule géante dans sa forme générale. Sur la portion supérieure de la figure, on voit que le réactif coagulant a triomphé partiellement de leur résistance et gravement altéré la constitution du réticulum cytoplasmique.

PLANCHE XVII

Ver-a-Soie.

Cette planche est, en majeure partie, consacrée à l'étude de l'intestin moyen du Ver-à-soie. Dans les figures 1 à 6, nous examinerons les faits qui se rapportent au métatolisme de l'épithélium de cet intestin moyen. La figure 10 nous montre l'aspect de la membrane péritrophique, que sécrète l'intestin moyen tout entier. Les figures 7 à 9 se rapportent à la valvule cardiaque. La figure 11 représente le canal excréteur des glandes séricigènes.

Toutes ces figures reproduisent des préparations fixées au liquide de Zenker et colorées à l'hématoxyline ferrique.

Quoique j'aie observé des Vers-à-soie de différents âges, il n'a été figuré ici que des tissus appartenant à des Vers du cinquième âge.

Fig. 1. — Fragment d'épithélium, pris vers la partie médiane de l'intestin moyen. On y rencontre deux types de cellules bien tranchés : d'une part des cellules cylindriques, représentées à diverses états de leur développement, d'autre part des cellules en bouteille, dites cellules muqueuses de Frenzel.

Cellules cylindriques. Formées aux dépens d'éléments embryonnaires, dont les noyaux se voient tout contre la basale et qui peut-être ont émigré du tissu conjonctif sous-jacent, elles portent, quand elles sont parvenues jusqu'à la surface de l'épithélium, une bordure en brosse. Entre les deux premières cellules à bordure en brosse, en commençant par la gauche, se voit une cellule qui semble destinée à grossir pour s'intercaler entre ses voisines. A droite et à gauche de la

première cellule en bouteille, on remarque des éléments cylindriques, plus jeunes encore. D'autre part, un certain nombre d'entre eux s'élève vers la surface, sans doute en conséquence d'une action mécanique, sans avoir eu le temps de dépasser le stade embryonnaire. Le cytoplasma des cellules cylindriques contient dans son sein de fortes fibrilles longitudinales, que la coupe sectionne, parfois, plus ou moins obliquement (3me cellule à bordure en brosse). Ces fibrilles flexueuses, irrégulières, se décomposent, avec évidence, vers le haut de la cellule, en bâtonnets de dimensions variables (1re cellule), et constituent de véritables intermédiaires entre les fibrilles et les globules de sécrétion. Ces fibrilles sont donc certainement *ergastoplasmiques*. Les deux dernières cellules de droite ne représentent sans doute pas des cellules parvenues à l'état de maturité sécrétrice et qui seraient destinées à expulser par déhiscence les produits de leur activité. Il est probable que ce sont là des cellules déjà sénescentes et en voie de dégénérescence. En effet, les rares cellules, qu'on voit tomber dans le tube digestif, sont visiblement épuisées par un travail sécréteur et excréteur antérieur. (*Cf.* fig. 2 et 3). En conséquence nous devons estimer que les globules sidérophiles des cellules actives sont émis au dehors par osmose.

L'observation des noyaux, à elle seule, nous obligerait à conclure que la cellule cylindrique subit une évolution dont le terme fatal est la caducité et la mort. En effet, ainsi que Verson[1] l'a fort bien vu, ces noyaux parcourent un cycle évolutif qui n'est pas réversible.

Les noyaux jeunes sont petits. Il paraît difficile de caractériser le rôle qu'y joue le nucléole, car certains de ces noyaux embryonnaires, placés tout contre la basale, possèdent un nucléole volumineux, qui manquent à d'autres. Il en est de même pour les noyaux qui ont traversé l'épaisseur de l'épithélium, sans que la cellule qui les contient se soit développée. Quant à la chromatine, elle est en grains assez petits. Dans la cellule adulte, le noyau s'est élevé vers la surface, en prenant une forme caractéristique de son déplacement : il est comme chassé par le cytoplasma, et, peut-être, cela est-il une conséquence du développement des fibrilles longitudinales. En même temps, le noyau grossit d'une façon remarquable, par une sorte de

[1] Verson E., 1897 et 1898. — La evoluzione del tubo intestinale nel Filugello. (*R. Stat. bacol. sper. Padova*), X, 918-952 ; XI, 1274-1309, 4 pl.

prolifération de ses grains de chromatine. Les nucléoles, pour lesquels il n'existe aucun indice d'une évacuation dans le cytoplasma, ont disparu dans le cours de ces phénomènes de maturation.

La troisième cellule à bordure en brosse a émis un globule sarcodique d'altération. Ce globule ne contracte aucune relation visible avec les produits de sécrétion. D'ailleurs les cellules de l'intestin moyen, chez le Ver-à-soie, examinées sur le vivant, s'altèrent avec une extrême facilité. Il est difficile de les obtenir bien fixées, d'autant plus que, si l'on n'a pas extrait la membrane péritrophique, celle-ci s'oppose à ce que le réactif produise l'action foudroyante nécessaire.

Pour quiconque désirerait chercher, dans cette figure 1, des diplosomes dont il puisse faire des *centrosomes*, nous signalerons l'allure prise par les grains de sécrétion dans la dernière cellule : il y a là plusieurs *microcentres* parfaitement caractérisés !

Cellules en bouteille. Il est parfaitement évident qu'elles ne sont pas une phase de la maturation des cellules cylindriques, comme le voulait bien à tort Verson. Ainsi qu'on le verra mieux sur la figure 5, le cytoplasma sécréteur tapisse les flancs de la bouteille. Une très petite portion de cytoplasma non différencié subsiste autour du noyau. C'est de cette façon que Leydig[1] avait compris ces cellules. Frenzel[2] a introduit dans la science des vues erronées, en estimant que le cytoplasma occupait uniquement le fond de l'élément et que la substance, qui constitue les parois de la glande unicellulaire, représentait un magma sécrété.

On se rendra compte que, dans la figure 1, les cellules en bouteille ne sont pas sectionnées suivant leur axe. Leur cytoplasma pariétal est coupé un peu tangentiellement.

Fig. 2. — Une cellule en bouteille, sectionnée à peu près axialement. Le tactus grisâtre qui semble occuper la cavité de la bouteille représente une coupe tangentielle de la paroi.

A côté de cette cellule en bouteille, une cellule cylindrique épuisée, sur le point d'être expulsée. Elle a perdu sa bordure en brosse.

Fig. 3. — Une cellule cylindrique sénescente, en train d'être énucléée. Elle faisait, sur la coupe, une forte saillie, par rapport au

[1] Leydig, 1883. — Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere. Bonn.

[2] Frenzel, 1886. — Einiges über den Mitteldarm der Insekten, sowie über Epithelregeneration (*Arch. mikr. Anat.*), XXVI, 229-306, 3 pl.

reste de l'épithélium. Il est visible que nous n'avons pas affaire, ici, à une cellule glandulaire mûre, qui, en tombant dans le tube digestif, s'apprêterait à mettre en liberté, par déhiscence, les produits de son activité (*Cf.* les pl. XXI et XXII). Cette cellule est, au contraire, parvenue au terme ultime de la caducité et ne contient sans doute aucun produit de sécrétion dans le sein de son cytoplasma. Le cytoplasma lui-même est à peu près complètement détruit.

Il semble qu'il faille conclure différemment pour ce qui est du noyau. On peut croire, jusqu'à preuve du contraire, que le noyau, en accroissant sa chromatine d'une façon si singulière, fabrique quelque produit utile à l'animal. Ce produit serait mis en liberté lors de la chute de la cellule vieillie. Mais nos recherches n'ont pas été orientées du côté du rôle du noyau dans la secrétion et nous n'insisterons pas davantage sur cette question.

A présent que nous connaissons l'évolution des cellules qui, dans l'intestin moyen du Ver-à-soie, doivent être considérées comme sécrétrices, nous pouvons nous interroger sur le rôle que joue, dans le fonctionnement d'un pareil épithélium, la coordination trophique. Contrairement à ce qui s'était présenté à propos du Chironome larvaire dans les deux cas, très caractéristiques, que nous avions envisagés, aucune force générale ne vient *sculpter* l'épithélium du Ver-à-soie dans une forme définie. Plus encore que pour la section II du ventricule chylifique chez le Chironome, les cellules cylindriques jouissent ici d'une parfaite indépendance morphologique. Chacune, à partir de son état embryonnaire, évolue pour son compte, en se pliant simplement aux lois rigoureuses de la concurrence vitale.

Voilà pour le point de vue morphologique. — Chimiquement parlant, il n'en est plus de même : ces cellules fabriquent des produits spécifiques, en rapport avec la nature du cytoplasma qu'elles ont reçu dès leur naissance, en rapport aussi avec la nourriture que leur transmet le milieu intérieur de l'être. De la sorte, on retrouve à l'œuvre l'activité trophique propre à l'animal considéré.

Quant aux cellules en bouteille, évidemment il faudrait rendre compte, non seulement de la nature des produits qu'elles élaborent, mais de la forme si spéciale qu'elles affectent, forme caractéristique des Lépidoptères à l'état larvaire.

On pourrait être tenté d'individualiser toutes ces cellules, puisque

la croissance de chacune est indépendante de celle de ses voisines mais il faudrait spécifier que ce sont des individus extrêmement incomplets. Ce sont, réellement, des bourgeons, mais ces bourgeons sont des organes, de durée très limitée, organes que l'être renouvelle au fur et à mesure de la consommation qu'il en fait. Partout, dans le cours de son ontogénèse, l'être use et remplace les molécules de son propre protoplasma. Au point de vue des résultats de ce métabolisme, il importe fort peu que lesdites molécules appartiennent à une seule cellule, qui persiste, ou à plusieurs qui se succèdent.

Fig. 4. — Fragment d'épithélium, appartenant à la région cardiaque de l'intestin moyen.

Cellules cylindriques. — Voici des cellules qui, à en juger par leur aspect, sont en proie à une activité chimique dirigée en sens inverse de celle qui caractérisait les cellules cylindriques des figures 1, 2 et 3.

Les noyaux, dans les cas examinés précédemment, s'élevaient vers la surface, dès que la cellule devenait adulte. Ici, ils restent au centre de l'élément, sans subir d'évolution particulière. Leurs nucléoles sont conservés et leurs grains de chromatine ne s'accroissent pas en nombre.

Il se forme de beaux filaments ergastoplasmiques; mais ils s'épaississent aux dépens du reticulum à partir du sommet de la cellule et se résolvent en grains vers le bas.

Il ne paraît pas téméraire de donner à ces cellules un rôle absorbant.

Nous verrons, dans la deuxième partie de ce travail, que les formations ergastoplasmiques sont contingentes. Du moins peut-on leur demander, quand elles sont développées, de nous renseigner sur ce qui se passe dans la cellule. Grâce à elles, le travail métabolique, qui le plus souvent reste si mystérieux, paraît, ici, se passer comme au grand jour.

S'il est légitime de considérer les granulations, qui occupent la partie inférieure des cellules, comme représentant une sécrétion interne, on comprendra que ces grains ne peuvent être évacués que par osmose au travers de la basale, et, par analogie, on acceptera volontiers qu'il en soit ainsi, très souvent, pour les produits des sécrétions externes.

Cellules en bouteille. — Nous complétons ici les renseignements

des figures 1 et 2, en montrant des cellules en bouteilles qui, très certainement, ne possèdent aucun cytoplasma en dehors de celui qui tapisse les parois et qui est occupé à sécréter. On voit combien l'interprétation de Frenzel était erronée. (V. plus haut, fig. 1). La cellule de droite est une cellule jeune qui n'a pas atteint la surface épithéliale.

Sous la basale, on trouve deux couches de fibres musculaires, la plus interne circulaire, l'autre longitudinale. Il ne faut pas prendre, pour des noyaux, les sections des fibres circulaires.

Fig. 5. — Autre fragment, observé également dans la région cardiaque. On voit que cette région, à côté des cellules, sans doute absorbantes, que nous venons de décrire à propos de la figure 4, possède aussi des cellules assez visiblement sécrétrices.

La cellule en bouteille, que nous représentons ici, nous révèle la structure fibrillaire de son cytoplasma. On voit que ces fibrilles sont orientées vers le centre de la glande unicellulaire. Il y a là comme un effort du cytoplasma, aboutissant à la constitution d'un petit appareil très élégant. Le liquide sécrété se déverse, tout naturellement, dans la cavité de la bouteille et de là doit s'écouler, par osmose, au travers du bouchon chromatique qui coiffe chaque bouteille. Le noyau de la cellule qui est représentée ici ne contient qu'un magma mamelonné, dans lequel il faut voir peut-être un amas de grains de chromatine concrétionnés. Ce noyau est en dégénérescence, peut-être est-il pathologique.

Fig. 6. — Coupe tangentielle d'un épithélium, pris dans la même région que celui de la figure 1. On reconnaît les sections transversales des cellules cylindriques, ainsi que celles des cellules en bouteille. Dans les cellules cylindriques on aperçoit les sections des fibrilles ergastoplasmiques.

Fig. 7. — Les figures 7, 8, 9 sont consacrées à l'étude de la valvule cardiaque du Ver-à-soie.

La figure 7 représente une section longitudinale, analogue à celle de la figure 2, planche XV. Obj. 2 ; ocul. 2. On voit combien la valvule cardiaque est ici faiblement différenciée. C'est un repli épithélial très simple. Ses dimensions sont très restreintes par rapport à la large section de l'œsophage et, contrairement à ce qui se passe chez le Chironome, elle ne joue pas du tout le rôle d'un sphincter. Cependant, il ne faudrait pas méconnaître les services que, telle quelle, elle est encore

capable de rendre. En effet, la membrane péritrophique se forme dès le début de l'intestin moyen. Si l'œsophage ne s'invaginait pas du tout dans l'intestin, les aliments pourraient s'engager entre la membrane péritrophique et la paroi épithéliale. Le faible repli, que forme la valvule cardiaque, suffit à assurer le passage exclusif de ces aliments dans l'intérieur du sac chitineux, destiné à les contenir.

Au point de vue de la formation ontogénétique de cette valvule, nous devons faire remarquer qu'elle existe déjà chez les larves qui viennent d'éclore et qui n'ont pas encore pris de nourriture. Il ne faudrait donc pas céder à la tentation d'attribuer sa formation à quelque tactisme immédiat.

Dans le haut de la figure, on apercoit, en allant de gauche à droite : 1° la section d'un robuste anneau de muscles œsophagiens ; 2° la section de l'épithélium œsophagien très plat ; 3° celle de la puissante couche de chitine que sécrète cet épithélium. On reconnaît, dans cette cuticule, les deux couches distinctes que décèle souvent l'hématoxyline ferrique : la couche interne assez pâle, semi-fluide, la couche externe très chromatique et certainement beaucoup plus dense.

A l'origine de la valvule cardiaque proprement dite, la paroi œsophagienne est retenue, contre la paroi de l'intestin moyen, par une couche de fibres lisses, s'irradiant autour de l'œsophage. Presque aussitôt les muscles circulaires cessent. La valvule elle-même n'est plus constituée que par les parois épithéliales, directes et réfléchies, toujours très minces, repliées l'une contre l'autre sans s'accoler. Ces parois laissent ainsi entre elles, comme chez la larve de Chironome, un sinus sanguin, à peu près libre, à l'exception de quelques tractus délicats, servant de ponts entre l'une et l'autre paroi. (L'un de ces tractus est représenté figure 8).

Au sommet de la paroi réfléchie, l'épithélium, au lieu d'être constitué, comme dans l'œsophage et le reste de la valvule, par de grands éléments aplatis et foliacés, entre lesquels il n'y a guère de limites cellulaires visibles, est formé de petites cellules cubiques. Puis, en remontant encore, sans autre transition, nous accédons aux épaisses cellules cylindriques de l'intestin moyen.

Quant à cet intestin moyen, avant de se dilater fortement, il forme encore une valvule, dont le rôle paraît être de fournir insertion aux fibres radiales qui retiennent, pressées l'une contre l'autre, les

parois directes et réfléchies de la valvule œsophagienne voisine. Les fibres radiaires sont une différenciation de la tunique musculaire longitudinale, qui n'est pas développée sur l'œsophage, mais qui règne sur l'intestin moyen, extérieurement à la couche des muscles circulaires. Cet anneau de fibres radiaires est noyé dans un réseau lâche, de nature conjonctive.

Fig. 8. — Détail de la valvule cardiaque, coupée comme dans la figure 7. La partie gauche représente l'épithélium de la portion directe de la valvule, la partie droite l'épithélium réfléchi, recouvert d'une cuticule beaucoup plus mince. Entre deux, une bride qui réunit les deux basales.

Le cytoplasma, dans lequel se distinguent des filaments parallèles au plan de l'épithélium, a sécrété une cuticule, formée des deux couches auxquelles il a déjà été fait allusion. La couche profonde, manifestant des traces d'un état semi-fluide, contient une grande quantité de globules chromatiques tout à fait pareils aux centrosomes des auteurs. On y trouvera nombre de diplosomes typiques. La couche externe se subdivise elle-même en trois régions, que l'hématoxyline ferrique différencie nettement.

Fig. 9. — Terminaison de la portion réfléchie de la valvule cardiaque, au point où l'épithélium du stomodæum va se continuer brusquement avec celui du mésentéron. Petites cellules cubiques, dans lesquelles on n'aperçoit aucune trace de prolifération. Verson voulait que le stodomæum grandît au dépens de cette région, qu'il considérait comme un anneau germinal. La chose ne paraît guère possible. Il faudrait que la valvule se déplissât à chaque mue de la larve. On remarquera que, chez la larve de Chironome, les petites cellules en question étaient également représentées. Dans ce dernier cas, l'extrême différenciation des parois de la valvule empêcherait qu'on ne s'arrêtât même un instant à l'hypothèse d'un déplissement de celle-ci. On fera évidemment la même réflexion en examinant, planche XVIII, la valvule cardiaque de la larve de *Tenebrio molitor*.

Sur cette figure 9, remarquer la délicatesse de la cuticule.

Fig. 10. — Larve du 2e âge. Section longitudinale de l'intestin moyen. Obj. 7, ocul. 2. Fixation à l'alcool nitrique. Coloration à l'hématoxyline et à la rubine.

Cette figure est destinée à montrer comment la membrane péri-

trophique, formée, chez le Ver-à-soie, dans la totalité de l'intestin moyen, s'écoule en une nappe irrégulière. L'épithélium formateur n'est figuré que par une teinte plate. L'aspect seul de la nappe chitineuse suffit à montrer qu'elle résulte d'une sécrétion liquide et que, à une faible distance de l'épithélium, cette chitine se condense en vagues et en replis divers. Son épaisseur résulte, en chaque point, des conditions mécaniques réalisées. C'est là évidemment, par comparaison avec ce qui se passe chez le Chironome larvaire, un mode de formation tout à fait grossier.

Il ne m'a pas été possible de déterminer quelles cellules prennent part à cette production. Ce ne sont pas les cellules en bouteille, car il serait facile, sur les coupes, de voir la chitine s'écouler par leur étroit goulot. Ce sont donc les cellules cylindriques ; mais il serait bon de savoir si toutes les cellules cylindriques sont, au même titre, chitinogènes, et si elles cumulent ces fonctions spéciales avec les fonctions sécrétantes ou absorbantes qu'elles remplissent dans la digestion.

Fig. 11. — Coupe transversale pratiquée dans un canal excréteur des glandes séricigènes. Gilson [1], Korschelt [2], ont déjà représenté ces cellules ; mais leurs dessins conservent un caractère un peu schématique, pour ce qui est des magnifiques fibrilles intracytoplasmiques, que nous avons surtout pour but de mettre ici en évidence.

Nous désirons opposer un exemple parfaitement net, d'une différenciation fibrillaire purement structurale, à la différenciation en fibrilles ergastoplasmiques que nous avons décrite figure 1. En outre, ces fibrilles squelettiques sont à mettre en parallèle avec celles que nous avons rencontrées chez la larve de Chironome. Elles ont ici une allure un peu différente : En-dessous de la cuticule, on reconnaît une zone de bâtonnets ectoplasmiques nettement tronqués du côté du cytoplasma interne. Les fibrilles basales, au lieu de former, elles aussi, des bâtonnets cylindriques courts, ou de se perdre insensiblement vers le centre de la cellule, s'élèvent ici jusqu'à l'ectoplasma sous-cuticulaire, au point de se continuer parfois visiblement dans les bâtonnets de ce dernier. Bref, la différenciation fibrillaire est poussée aussi loin que possible.

[1] Gilson G. (1890). — Recherches sur les cellules sécrétantes. I. La soie et les appareils séricigènes. Lepidopteres. (*Cellule*, VI, 119-178, 3 pl.)

[2] Korschelt E. (1896). — Ueber Zellmembranen in den Spinndrüssen der Raupen. *Arch. mikr. Anat.*, XLVII, 550-570, 2 pl.)

Nous disons que ces fibrilles sont destinées à constituer à la cellule une armature intérieure. En effet, il n'y a aucune raison pour leur donner un rôle dans la formation de la cuticule. On a déjà rencontré, dans les planches précédentes, pas mal de cellules à cuticule, dont le protoplasma ne possédait, de ce chef, aucune striation particulière. Au contraire, il est fort utile, pour cet épithélium, d'être consolidé, afin de résister à la pression des produits sécrétés que le canal *va conduire* à la filière, dès que la glande de la soie fonctionnera avec activité.

Voilà un futur que nous soulignons parce qu'il choquera certains biologistes. Il semble que, pour que les choses se passent d'une manière qui satisfasse notre esprit, ces dispositions défensives dussent être le fruit des actions immédiates subies par l'épithélium pendant la période fonctionnelle de l'organe. Or, il est loin d'en être ainsi. La cuticule elle-même, très particulièrement résistante, est constituée *en prévision* des services qu'elle devra rendre. L'organe est complet avant que l'animal n'ait eu à l'utiliser. Telles sont d'ailleurs les habitudes de la nature.... pour employer ce mot qui, évidemment, ne signifie rien par lui-même. C'est dans cette prévoyance de l'organisme que nous voyons, ici comme bien souvent ailleurs, la marque de la coordination biologique.

PLANCHE XVIII

Larve de Tenebrio, Crustacés Isopodes, Protistes.

Nous achevons de parcourir, dans cette planche, la série de nos dessins relatifs aux Arthropodes. A côté des figures qui se rapportent à l'intestin du *Tenebrio* larvaire, nous avons placé un croquis fragmentaire d'une Grégarine, observée dans cet intestin. En raison des analogies que nous désirions faire ressortir entre l'aspect de cette Grégarine et celui de certains Infusoires, c'est ici encore que nous avons placé les quelques dessins, relatifs aux Protistes, que nous avons eu l'occasion de reproduire.

Fig. 1. — Valvule cardiaque de la larve de *Tenebrio molitor*. Obj. 5, ocul. 2. Fixation au liquide de Zenker. Section longitudinale.

La valvule cardiaque est d'un type tout autre que chez la larve de Chironome ou chez le Ver-à-soie. C'est à peine si elle forme une duplicature de la paroi œsophagienne. Elle constitue néanmoins un sphincter puissant. L'appareil des fibres radiaires, chez le Chironome, était réduit à une nappe restreinte, destiné simplement à maintenir la duplicature de la valvule et à fixer dans leur position les cellules formatrices de la membrane péritrophique : il est ici très développé. Constitué, comme chez le Ver-à-soie, aux dépens de la tunique musculaire longitudinale externe de l'intestin moyen, il se divise en trois nappes ; les fibres supérieures sont striées et sont capables de dilater activement l'œsophage. Comme chez le Ver-à-soie, ces fibres sont noyées dans un tissu conjonctif ; mais ici ce tissu, très développé, semé de noyaux, obstrue presque complètement la cavité de la valvule. Entre la paroi œsophagienne directe et la paroi réfléchie, il subsiste encore quelques sinus sanguins. L'épithélium est divisé, ici, en cellules cubiques ou cylindriques parfaitement limitées.

Ce qui nous intéressera surtout dans cette valvule cardiaque, ce sera le mode de formation de la cuticule œsophagienne (fig. 2 à 5).

Fig. 2. — Fragment de l'épithélium œsophagien. La cuticule est sécrétée par exsudation. C'est peut-être le réactif fixateur qui a exagéré la netteté des vacuoles, visibles entre l'épithélium et la couche profonde de la chitine. Les cellules ne possèdent pas de pellicule nette du côté de la cuticule.

Fig. 3. — Fragment d'une section, prise un peu plus bas sur la valvule. Décoloration moins poussée. Ecoulement de la chitine parfaitement net. La couche externe de la chitine se constitue par transformation ou condensation insensible de la couche claire. La distinction de trois zones dans la couche chromatique est assez facile, quoique moins évidente que chez le Ver-à-soie. Les fibrilles, dessinées dans les cellules, correspondent à des plissements des parois. Une zone semi-chromatique se différencie à la surface du cytoplasma.

Fig. 4. — Fragment de la valvule, pris au voisinage de sa crête. On voit qu'ici la cuticule résulte d'une fonte épithéliale. A mesure que le cytoplasma dégénère, le noyau pâlit. D'un point à l'autre de l'épithélium, la sécrétion revêt donc des caractères morphologiques

tout différents. Cela prouve simplement que ces caractères sont sans importance.

Fig. 5. — Fragment de la valvule, pris sur le feuillet réfléchi. Entre les cellules qui dégénèrent à la façon de celles de la figure 4, subsistent des cellules normales, destinées, sans doute, à dégénérer à leur tour plus ou moins rapidement. Il semble que les cellules intactes sécrètent par exsudation, et cependant, par comparaison avec l'exemple précédent, il paraît difficile de croire que les cellules pâles ne se comportent pas comme celles de la figure 4, en produisant de la chitine par une fonte cytoplasmique.

Les figures 6, 7, 8, 9 représentent des fragments d'épithéliums, pris dans la partie moyenne de l'intestin chez divers Crustacés isopodes.

Fig. 6. — *Ligia oceanica*. Fixation au liquide de Zenker ; coloration à l'hématoxyline ferrique et à la rubine. Ici le cytoplasma forme un réseau aux mailles régulières, nettement distinctes des fortes fibrilles de soutien, devenues classiques, qui s'étendent de place en place, entre la basale et la paroi supérieure de l'épithélium syncytial.

Différenciation très nette d'une zone ectoplasmique striée, à bâtonnets beaucoup plus écartés que d'habitude. La cuticule, qui en est nettement distincte, au point de se montrer fréquemment décollée, règne par-dessus. On n'y voit pas de pores. Elle est, quoique mince, formée de deux couches superposées.

Fig. 7. — Même objet, même fixation, mais coloration au bleu de toluidine. La zone ectoplasmique, qui est ici très chromatique, ressemble à certains plateaux. La comparaison que nous allons faire entre ce cas et les suivants nous prouvera qu'il s'agit simplement d'un des modes, essentiellement contingents, de la différenciation du réticulum.

Fig. 8. — *Anilocra mediterranea*. Fragment de l'intestin moyen. Fixation au sublimé, coloration au bleu de toluidine. Les limites cellulaires sont nettes et même spécialement épaissies dans la zone profonde. Le cytoplasma présente un réticulum à mailles allongées longitudinalement ; il n'a différencié ni fibrilles de soutien, dont il n'a pas besoin, probablement parce qu'il n'est pas syncytial, ni zone ectoplasmique striée.

Fig. 9. — *Oniscus murarius*. Fixation au liquide de Zenker ; coloration à l'hématoxyline ferrique et à la rubine. La rubine colore fortement les fibrilles intracytoplasmiques. Syncytium.

Les fibrilles de soutien forment ici la transition entre le cas de l'Anilocre et celui de la Ligie. En effet, chez l'Anilocre, le réticulum était partout pareil à lui-même. Ici, les fibrilles résultent d'une différenciation très simple de ce réticulum, qui se condense par places pour se raréfier ailleurs. Il en est de même de la zone ectoplasmique : ici, les relations de cette zone avec le réticulum sont évidentes ; les bâtonnets résultent d'un brusque épaisissement des filaments. Chez la Ligie, fibrilles basales et zone ectoplasmique paraissaient être des formations autonomes. Ce qui se passe chez l'*Oniscus* nous prouve qu'il n'en était rien et, en même temps, l'exemple de l'Anilocre nous montre qu'on aurait tort d'attacher une signification physiologique à toutes ces formations, purement squelettiques.

Fig. 10. — Fragment d'une *Gregarina polymorpha*, observée dans l'intestin moyen de la larve de *Tenebrio molitor*. Fixation au liquide de Zenker. Nous voulons simplement signaler ce fait que les côtes de la pellicule sont sidérophiles, à la façon des portions basilaires des cils vibratiles, telles qu'on les observe notamment chez les Infusoires. Toutes les formations sidérophiles, du genre de celles que nous représentons ici, doivent nous mettre en garde contre les interprétations hasardées, par lesquelles on attribue, aux insertions chromatiques des cils vibratiles, des rôles dynamiques particuliers.

Fig. 11. — Obj. 5; ocul. 2. *Balantidium entozoum* observé dans le rectum de la Grenouille. Fixation au liquide de Zenker, coloration de l'Infusoire entier, au bleu de toluidine pour le macronucleus et à l'acide picrique pour le cytoplasma.

Fig. 12. — *Balantidium entozoum*. Fixé au liquide de Zenker, coloré sur coupe à l'hématoxyline ferrique. La coupe est à peu près longitudinale. Elle passe par le macro et le micronucleus et contient les bourrelets basilaires chromatiques de trois ou quatre des membranelles du pharynx. Au pôle inférieur de l'animal, quelques cils du revêtement général sont conservés. Ils sont implantés sur les côtes chromatiques.

Fig. 13. — Fragment de la zone pelliculaire d'un *Balantidium entozoum*. Il y a lieu de comparer ce dessin avec la figure 10. Les côtes sont plus décolorées que dans les figures 12 et 14.

Fig. 14. — Fragment de la portion supérieure d'un *Balantidium entozoum* traité comme celui de la figure 12 et coupé d'une manière très analogue. Un bourrelet basilaire d'une membranelle de la zone

adorale se trouve exactement compris dans la coupe. Ce bourrelet est chromatique, comme les côtes de la pellicule.

Fig. 15. — Obj. 5, ocul. 2. *Nyctotherus cordiformis* entier, fixé et coloré comme le *Balantidium* de la figure 11 et se présentant de la même manière sur la préparation.

Fig. 16. — Coupe longitudinale de la zone adorale d'un *Nyctotherus cordiformis*. La coupe est parallèle au plan de la figure 15, et perpendiculaire au plan de la figure 14 qui représentait un *Balantidium*. C'est dire que les bourrelets des membranelles sont tous coupés perpendiculairement à leur longueur et se présentent comme des points chromatiques. Les membranelles envoient dans l'ectoplasma hyalin, dépourvu de granulations, des prolongements radicaux. L'appareil des racines est plus simple que chez *Stentor*, par exemple, où il existe un filament basilaire, unissant les pieds de toutes les racines des membranelles et courant sous la zone adorale. Il est bien possible que le filament en question représente un filament nerveux. Ici, il n'y en a pas, ce qui n'empêche pas les ondes métachroniques de se propager.

Fig. 17. — *Polytoma uvella*, fixé au sublimé acétique, collé sur la plaque de verre par dessication du réactif, puis par l'immersion brusque dans l'alcool absolu iodé. Coloration à l'hématoxyline ferrique, *in toto*.

Les deux flagelles sont insérés sur un bourgeon charnu bien connu. Dans l'intérieur de ce bourgeon nous avons décelé une granulation basilaire sidérophile, commune aux deux flagelles.

PLANCHE XIX

Vers, Cœlentérés.

On trouvera réunies ici les observations que j'ai faites sur les Vers, sur les Cténophores; ainsi qu'un croquis destiné à l'étude du mouvement ciliaire chez la *Sagartia* et une coupe relative à l'*Asterina gibbosa*.

Les figures 1 à 4 se rapportent à l'intestin d'*Ascaris megalocephala*.

Fig. 1. — Obj. 2, ocul, 2. Coupe transversale de l'intestin de l'*Ascaris*. La moitié de la section est seule représentée.

Fig. 2. — Fragment de la coupe précédente, pris dans la zone épaisse. Fixation au liquide de Zenker. Les cellules cylindriques très hautes, implantées sur une forte basale énergiquement sidérophile, possèdent un ectoplasma très distinct de leur endoplasma. C'est le *cône homogène énigmatique* de Van Gehuchten[1]. Les différenciations pariétales de ces cellules comprennent, en outre, une zone ectoplasmique spéciale, striée, analogue à celle qui est représentée planche XVIII, figures 6 et 7, à propos de la Ligie. De plus, une haute bordure en brosse recouvre l'épithélium. Entre les cones homogènes, la substance cimentante intercellulaire se prolonge jusqu'à une certaine profondeur.

Remarquer, à la base des cellules, des granulations noires, qui paraissent destinées à former la basale. Ce serait là, peut-être, une différenciation ergastoplasmique. Les noyaux ressemblent assez à ceux des Insectes dont la larve de *Tenebrio* est le type, au point de vue de l'allure de leurs grains chromatiques minuscules. Mais ces grains sont ici fort peu nombreux.

Au sein de l'endoplasma, on remarque de belles enclaves de nature probablement albuminoïde.

Dans la seconde cellule à partir de la gauche, immédiatement au-dessus d'une de ces enclaves, se voit un diplosome, absolument pareil aux centrosomes des auteurs. Mais ce n'est pas tout : dans l'intérieur des cones homogènes, on remarque fréquemment des granulations analogues à des diplosomes ou à des microcentres. Ce qui prouve qu'il n'y a pas là de centrosomes, c'est, d'une part, que ces granulations demeurent inconstantes, d'autre part que, souvent, il y en a deux ou plusieurs par cellule. L'exemple fourni par la seconde cellule est caractéristique.

Fig. 3. — Fragment de la section représentée dans son ensemble figure 1. Zone des cellules basses. Fixation au liquide de Flemming fort, pendant 30'. Les cones homogènes sont très réduits. (Cf. Studnicka[2]). La zone ectoplasmique striée est peu chromatique. Il est visible que les poils de la brosse sont bien plus nombreux que les bâtonnets de cette zone ectoplasmique. La chromatine des noyaux

[1] Gehuchten (Van) (**1893**). — Contribution à l'étude du mécanisme de l'excrétion glandulaire. (*Cellule*, IX, 95-116, 1 pl.)

[2] Studnicka (**1899**). Ueber Flimmer und Cuticularzellen. (*S-B. böhm. Ges.* XXXV, 22 p., 1 pl.), *Cf.* fig. 4.

s'est rapidement décolorée. En revanche le cytoplasma apparaît tout ponctué de granulations, en forme de courts bâtonnets. Une étude spéciale serait nécessaire pour déterminer s'il faut leur attribuer le rôle d'un ergastoplasma, ou si nous avons affaire ici à quelque produit artificiel, résultant de l'action du réactif fixateur.

Fig. 4. — Schéma reproduisant l'idée générale de la théorie de Van Gehuchten, sur la sécrétion par boules sarcodiques. (Cf. Seconde partie, Ch. Ier, § VI, A). Mes préparations d'*Ascaris* ne montrent aucune altération de ce genre. Il est particulièrement intéressant ici d'opposer, à la brutalité du processus considéré, à tort, par Van Gehuchten, comme physiologique, la délicatesse et la complexité de l'appareil protecteur, tel que la cellule l'a confectionné.

Le schéma que nous reproduisons doit cependant nous intéresser en ce qu'il prouve que la substance unissante, déposée entre les bâtonnets de la brosse, fait de celle-ci une sorte de membrane. C'est pourquoi les troubles dans l'équilibre osmotique, que révèlent les figures de Van Gehuchten, ont eu pour effet un soulèvement en bloc du plateau et non pas un simple écartement des bâtonnets.

Les figures 5, 6, 7 se rapportent à la Myxicole et sont prises sur des préparations de la branchie. On sait que la branchie de cette Annélide représente, dans son ensemble, un entonnoir, au fond duquel se trouve la bouche. L'entonnoir est formé par de fortes baguettes, que soutient un squelette. Sur ces baguettes rayonnantes sont implantés, perpendiculairement, des filaments plus fins, dirigés tous vers l'axe du cone branchial. Ces filaments portent, sur deux génératrices opposées, des lignes de cils ou membranelles, dont la figure 7 représente un croquis. Le battement de ces membranelles envoie l'eau du côté de la bouche.

Les figures 5 et 6 sont prises à la base des filaments de second ordre, ou sur les baguettes principales.

Fig. 5. — Coupe de l'épithélium. Fixation au sublimé acétique. Le ciment intercellulaire est visible en noir à la surface de l'épithélium. Les cils, qui prennent naissance sur une zone ectoplasmique semi-chromatique, sans y former de granulations bien définies, traversent ensuite une véritable cuticule. Cette cuticule est homogène quand les cellules ne portent pas de cils. Quand il y a des cils, ces derniers la perforent. Cette cuticule n'est pas homologable avec les bordures en brosse. (Cf. plus bas, pl. XXI, fig. 24, l'épithélium de l'*Eolis*,

qui a aussi sécrété une véritable cuticule). En outre, ici, contrairement à ce que nous avons rencontré dans l'œsophage du *Tenebrio* larvaire (pl. XVIII), la cuticule est une membrane à double contour, nettement séparée de la pellicule cytoplasmique sous-jacente.

Fig. 6. — Le même épithélium vu par-dessus. Sur les cellules ciliées, l'ectoplasma, porteur des cils, détermine une teinte grise. Sur les cellules non ciliées, on voit à la surface de la cuticule un réseau de lignes grises. (*Cf.* les idées de Bütschli sur la structure alvéolaire des membranes.)

Fig. 7. — Croquis exécuté sur le vivant, d'après les filaments de second ordre de la branchie. On voit que les cils sont agglutinés en une membranelle continue, dont le bord est dentelé. Les membranelles battent perpendiculairement au plan de la figure. Leur bordure présente une succession de courbes convexes de l'effet le plus gracieux, auxquelles correspondent des épaississements identiques de la cuticule striée. N'ayant pas vu, sur le vivant, les limites cellulaires, je ne peux dire si chaque élément convexe correspond à une ou à plusieurs cellules.

Les figures 8 à 13 se rapportent, soit aux glandes œsophagiennes en T, soit à l'intestin de l'*Arenicola piscatorum*.

Fig. 8. — Obj. 2, ocul. 2. Fragment de la section transversale d'une glande œsophagienne, montrant la disposition des replis longitudinaux internes.

Les figures 9 à 12 représentent des détails de ces replis.

Fig. 9. — Fixation au liquide de Zenker. Le liquide coagulant a atteint l'organe par l'extérieur. Il en résulte que la zone basale des cellules est beaucoup mieux fixée que la zone externe, tournée vers la lumière de la glande. Cette particularité de la fixation décèle, dans cet épithélium, certains détails de structure. La structure réticulaire à larges mailles, visible dans la portion fixée moins brusquement, est le résultat d'une distension de réseau normal. La même action a gonflé la membrane limitante, et y a révélé une structure réticulaire, analogue, en plus dense, à celle du cytoplasma. Voilà donc une membrane *organisée*, qui n'est ni une cuticule sécrétée, ni une bordure en brosse.

Parmi toutes les granulations chromatiques, visibles dans la zone moyenne de l'épithélium, quelques-unes sont disposées en forme de diplosomes. Je signale, exactement dans l'axe de la figure, à moitié

chemin entre un noyau de la zone moyenne et un noyau émigré à la surface, un diplosome placé à cheval sur un filament cytoplasmique. (*Cf.* à la seconde partie. Ch. II, la critique générale des centrosomes épithéliaux.)

Deux noyaux, remontés jusqu'à la suface de l'épithélium, paraissent sur le point d'être expulsés, sans doute parce qu'ils appartiennent à des éléments vieillis.

Fig. 10. — Le même épithélium, fixé par l'intérieur de la glande, beaucoup plus correctement. La membrane est compacte, de même que le cytoplasma. Le cytoplasma révèle des filaments flexueux, dont je ne sais s'il y a lieu de les assimiler aux filaments nettement ergastoplasmiques du Ver-à-soie. (*Cf.* pl. XVII.) Le produit de sécrétion, que représentent sans doute les granulations noires, visibles dans l'épithélium, est forcément mis en liberté par filtration tranquille. Vers la droite de la figure, on voit des cellules claires, spécialement chargées de grains de sécrétion. Ce sont là des îlots dans lequels la destruction du cytoplasma s'est produite beaucoup plus brusquement que dans le reste de l'épithélium.

Est-il correct de parler ici de cellules? Il semble bien que l'épithélium soit syncytial. Nous n'avons pas attaché à cette question une importance suffisante pour exécuter des recherches spéciales, destinées à la trancher.

Si les noyaux montent à la surface, par suite d'un vieillissement, il semble qu'ils se multiplient par amitose dans les régions profondes. Voir les quatre noyaux placés les uns au-dessus des autres à la gauche de la figure. (*Cf.* la fig. 11.)

Parfois, les granulations des écrétion se groupent de façon à simuler des microcentres ou même des diplosomes. Voir notamment deux groupements de ce genre à l'extrême droite du dessin, près de la membrane. Un diplosome se voit aussi en dessous d'un noyau, dans une zone claire placée un peu plus près de l'axe de la figure, toujours à droite.

Sous la basale, la teinte plate grise correspond au liquide sanguin contenu dans la cavité des replis épithéliaux et que le réactif a coagulé.

Fig. 11. — Noyaux doubles, paraissant résulter d'amitoses, tels qu'il s'en trouve en grand nombre dans l'épithélium des glandes œsophagiennes ci-dessus décrites.

Fig. 12. — Fragment pris dans la région superficielle du même épithélium. On remarque parfois entre la membrane et le cytoplasma intact, même lorsque les fixations ont été faites par l'intérieur de la glande, des régions claires et ponctuées. Ces régions correspondent à des altérations analogues à celles qui sont représentées (fig. 4), à propos de l'*Ascaris*. Je considère ces altérations comme produites par l'action du réactif qui détermine, sous la membrane, un brusque afflux de liquide, avant la complète coagulation.

Fig. 13. — Fragment pris dans le même épithélium. Sous la membrane se voient deux ou trois noyaux dégénérés, commençant à former hernie. Ce cas représente, avec une certaine exagération dans l'intensité du phénomène, le mode d'expulsion des noyaux vieillis.

D'ailleurs les noyaux pourraient tout aussi bien, s'ils n'étaient pas expulsés, se détruire sur place, comme nous avons vu que c'était le cas, dans l'épithélium qui forme la crête de la valvule cardiaque, chez le *Tenebrio* larvaire (pl. XVIII, fig. 4).

Fig. 14. — Epithélium intestinal de l'Arénicole. Fixation au liquide de Zenker. Mes observations ne me permettent pas de détailler le rôle de chacune des cellules qui constituent l'épithélium, de faire la part de l'absorption et de la sécrétion, de décrire exactement l'évolution des éléments sécréteurs, etc.

Cette figure est surtout destinée à montrer la présence d'une bordure en brosse typique, dans une région tout à fait voisine des glandes œsophagiennes, chez lesquelles il n'y a pas de bordure en brosse, mais bien une véritable membrane.

Les figures 15 à 25 se rapportent aux Cténophores.

Fig. 15. — *Beroë ovatus* fixé au liquide de Zenker. Fragment d'une palette natatoire. Cette figure, ainsi que les suivantes, sont destinées à l'étude des insertions ciliaires et, pour tenir compte des préoccupations actuelles des cytologistes, à la critique générale de la théorie centrosomatique des granulations basilaires.

Nous voyons ici chaque cellule du coussin épithélial qui porte la palette, se terminer à son extrémité supérieure par un article en forme de cylindre, étranglé dans sa région moyenne, de façon à ce que ses génératrices acquièrent un profil concave. Ce cylindre, rétréci latéralement, possède une base distale convexe. Sur cette base, se trouve inséré le cylindre ou sans doute plutôt le prisme, formé par

l'accollement des cils que porte la cellule. Ces faisceaux ciliaires élémentaires s'agglutinent entre eux pour constituer la palette. Les dissociations exagérées, telles que les ont pratiquées Chun [1] ou Samassa [2], ne laissent plus subsister, dans leur intégrité, ni les prismes ciliaires, ni les articles élémentaires biconcaves. Tandis que Chun a complètement méconnu ces articles intermédiaires, Samassa les a décrits comme une bordure en brosse. Il est possible qu'ils dérivent d'une bordure de ce genre, par accollement des bâtonnets correspondant à une même cellule ; mais je n'en sais rien. Sur toutes mes préparations ce sont les articles biconcaves qui se rencontrent.

Les faisceaux ciliaires, sur les coupes, se montrent assez souvent décollés de leur support convexe.

L'article intermédiaire ne révèle de granulation chromatique ni à sa base ni à son sommet. Il est même remarquablement incolore. Ici ce sont, au contraire, les palettes qui sont chromatiques. Si l'on pousse un peu plus loin la différenciation par l'alun de fer, on obtient, sur l'ensemble de la palette, une teinte lavée qui se renforce progressivement jusqu'à l'insertion du cil. Au point même où se fait l'insertion, la masse ciliaire reste spécialement colorée ; mais la couleur noire se maintient *sur le cil lui-même*, sans intéresser le cytoplasma qui le porte. Nous avons déjà indiqué, chez la larve de Chironome, des exemples analogues de cils chromatiques, insérés soit sur une bordure en brosse, soit sur un cytoplasma incolores. (Pl. XVI, fig. 6, 7, 8, 11 et 13.)

Ces faits sont directement contraires à la théorie centrosomatique des granulations basilaires motrices.

Fig. 16. — Fragment d'une palette, prise soit chez *Callianira bialata*, soit chez *Pleurobrachia rhodopis*. Des exemplaires de l'un ou l'autre de ces types m'ont été envoyés, tant du laboratoire de Banyuls, fixés au sublimé par les soins de M. le professeur Pruvot, que du laboratoire de Naples, fixés les uns au liquide de Zenker, les autres à l'acide osmique à 1 °/₀, 1', puis au sublimé 10. Les colorations faites, soit à l'hématoxyline ferrique, soit au violet de gentiane, soit à la safranine, donnent des résultats identiques. Ainsi se fortifient les conclusions tirées de l'examen de la figure 15.

[1] Chun (**1880**). — Die Ctenophoren des Golfes von Neapel.

[2] Samassa (**1892**). — Zur Histologie der Ctenophoren. (*Arch. mikr. Anat.*, XL, 157-238, 4 pl.)

Dans les figures 17 à 24, nous allons trouver des insertions ciliaires d'allure absolument différente.

Fig. 17. — *Callianira bialata*. Fixation au sublimé acétique. Fragment du bourrelet cilié qui borde les champs polaires près de l'organe apical. Chaque cellule porte une plaque ectoplasmique chromatique, absolument superficielle, sur laquelle s'insère, par une base élargie, le flagelle conique. Ici, rien n'empêche de rapporter la constitution de cette plaque chromatique, à la soudure de toutes les granulations des cils, en lesquels on peut décomposer les flagelles.

Fig. 18. — Même type, même traitement. Deux cellules de l'organe apical qui portent les cils géants de la cloche. (La base des cils est seule figurée.) Les cils, quoique immobiles, sont insérés sur une plaque chromatique. Les cils vibratiles de l'épithélium nerveux, de même que les cils immobiles des ressorts des otolithes, sont, les uns comme les autres, insérés sur une granulation normale. Nous ne les avons pas figurés.

Les figures 19 à 22 se rapportent aux cellules de la bouche qui, chez les Cténophores, portent des cirrhes ou membranelles en forme de sabre.

Fig. 19. — *Callianira bialata*. Fixation au liquide de Zenker. (Mêmes résultats avec *Pleurobrachia rhodopis* fixé au sublimé acétique.) Deux cellules dont les membranelles se trouvent quelque peu dissociées. La cellule est aplatie latéralement et s'enfonce dans l'épithélium sous la forme d'une lame mince. La face libre de la cellule, déjà fort étroite en son milieu, s'amincit encore à ses extrémités, tout en se recourbant du côté des bords latéraux tranchants. On voit que la surface libre est, dans son entier, recouverte d'une plaque ectoplasmique chromatique, au centre de laquelle s'insère la membranelle. En présence de plaques ectoplasmiques aussi considérablement développées, hors de toute proportion avec l'espace qu'exigeraient les insertions des cils dont l'accolement forme la membranelle, il n'est plus possible de songer à décomposer ces plaques en granulations juxtaposées. Nous avons ici, sous les yeux, une formation que les partisans les plus déterminés de la théorie centrosomatique ne songeront pas à rapporter à un complexe d'organites qui seraient, soit dérivés du corpuscule central, soit homologues de ce corpuscule.

Fig. 20. — Même épithélium et même traitement. La cellule est

vue tout à fait de face, tandis que les deux cellules de la figure 19 se présentaient de trois quarts. Ici la membranelle est intacte.

Fig. 21. — Même épithélium et même traitement. Les cellules à membranelles sont coupées perpendiculairement à leurs faces larges. Dans ce sens, les cils occupent toute la largeur de la plaque ectoplasmique. Si nous ne connaissions pas les figures 19 et 20, nous croirions avoir sous les yeux une plaque ectoplasmique banale, analogue à celle des figures 17 ou 18.

Entre les cellules lamellaires à membranelles, se montre une cellule à grains. Cf. Chun.

Fig. 22.— Même épithélium et même traitement. L'épithélium est vu par-dessus. Cette figure précise la disposition des cellules lamellaires, implantées parallèlement les unes aux autres. Elles forment ainsi un réseau dont les cellules à grains occupent le centre.

Fig. 23. — Mêmes types et mêmes traitements. Fragment de l'ectoderme du corps, en un point où un cirrhe sensitif immobile se trouve implanté sur une plaque chromatique de forme particulière. Le cirrhe est chromatique lui-même. La plaque a la forme d'un rectangle étroit, recourbé à angle droit à ses deux extrémités. Par-dessus la plaque, on aperçoit la gelée qui forme à l'ectoderme un revêtement protecteur. La plaque rectangulaire, figurée ici, est certainement l'homologue de la plaque aux pointes effilées, décrite dans les figures 19 à 22.

Fig. 24. — Mêmes types et mêmes traitements. Divers échantillons isolés de cirrhes sensitifs, avec leurs plaques basales respectives, sous lesquelles le noyau seul a été représenté, tel qu'il se montre sur les préparations. Ici, les cirrhes sont vus par-dessus, sous des inclinations variables. Dans les trois cas où les cirrhes sont implantés sur un cercle chromatique, il y a lieu de se demander, par comparaison avec les autres cas, si le cercle ne contient, pas à la fois, le noyau et la plaque ectoplasmique, accollés l'un à l'autre. On voit que les plaques chromatiques s'écartent parfois du type normal, représenté figure 23.

Fig. 25. — *Callianira bialata.* Fixation au sublimé acétique. Avant de quitter les Cténophores, je représente ici, quoique je n'en aie pas fait une étude spéciale, un échantillon des cellules collantes que portent les tentilles de ces animaux. Cela, simplement pour répondre à Samassa et ramener la cellule collante au type que Chun a établi. Il

n'y a pas de filament axile : la même cellule forme à la fois le filament spiral et l'hémisphère creux dont la surface convexe (vue ici par transparence) porte les gouttelettes collantes, régulièrement réparties sur son pourtour. Au point où s'insère le filament spiral, se trouve une belle granulation chromatique, qui fait penser aux granulations basilaires des cils. Cette granulation ne ressemble guère à un noyau : d'autre part, il serait bien bizarre que les cellules collantes, cellules doublement vivantes, et par leur filament spiral élastique, et par leur hémisphère glandulaire, soient privées d'un *chémocentre*, essentiel partout ailleurs. Sans doute, en suivant l'évolution des cellules collantes, on résoudrait ce problème. C'est une question que je suis obligé de laisser en suspens.

Fig. 26. — Croquis demi-schématique, représentant le disque buccal d'une *Sagartia parasitica* vivante, parfaitement étalée. Le disque buccal est supposé sectionné dans le plan perpendiculaire à celui des siphonoglyphes. La moitié de la surface du disque, placée en arrière de cette section, est représentée en perspective, sans les tentacules. Au centre du disque buccal, s'élève un cône dans lequel se creuse la bouche qui va, en se rétrécissant, jusqu'au fond du pharynx. Dans l'axe de la figure, le pharynx, plissé suivant toutes ses génératrices, forme une gouttière plus nette : c'est l'un des siphonoglyphes.

Nous utiliserons ce croquis dans notre seconde partie, au chapitre III, § II, en rapportant nos expériences relatives au pouvoir directeur que l'être possède à l'égard des cils vibratiles.

Fig. 27. — *Asterina gibbosa*. Fragment de l'épithélium des cœcums hépathiques. Fixation au sublimé acétique.

Les cellules sont recouvertes, sur la totalité de leur face libre, d'une bordure en brosse. Elles sont munies d'un cil unique que, par analogie avec ce qui se passe ailleurs, on peut considérer comme porté par un des bâtonnets de la brosse. Ce bâtonnet, porteur du cil, est un peu plus chromatique que ses voisins. A sa base, se rencontre une magnifique granulation. Nous arrivons à mettre en parallèle, sur une même planche, un fait si favorable à la théorie des granulations basilaires, avec d'autres dont la signification est tout opposée. De la sorte, ces granulations commencent à nous apparaître comme des formations très contingentes.

Dans un autre ordre d'idées, notre dessin prouve que la bordure

en brosse, organe pariétal protecteur, est morphologiquement indépendante des cils vibratiles qu'elle porte, puisque ceux-ci peuvent pousser soit sur la totalité des bâtonnets, soit sur un seul, suivant les cas.

Remarquer que le ciment intercellulaire superficiel (ou *Kittsubstanz*), ne se réduit pas, comme cela a lieu d'habitude, à un étroit cordon, faisant le tour de la face libre. Ici, c'est un ruban qui s'enfonce entre les cellules jusqu'à une certaine profondeur. Nous avons déjà rencontré un cas de ce genre chez l'*Ascaris* (V. même planche, fig. 2).

PLANCHE XX

Seiche (Embryon).

Les mandibules du bec de la *Sépia*, étudiées chez l'embryon, fournissent des données intéressantes, relatives à la formation des cuticules. Non seulement le mode de sécrétion de la chitine est ici très utile à connaître, mais le rôle de la coordination trophique est particulièrement évident [1].

Remarque : Toutes les figures de cette planche ont été exécutées d'après des préparations fixées au liquide de Zenker et colorées à l'hématoxyline ferrique, puis à la rubine. C'est la rubine qui a teint ici les cuticules. On voudra bien tenir compte de ce fait, quoique les dessins soient monochromes. D'ailleurs, il importe très peu qu'une cuticule soit sidérophile ou fuchsinophile.

Nous avons reproduit ici, à des grossissements croissants, une série de coupes transversales, pratiquées sur un embryon qui n'avait pas encore quitté sa loge.

Fig. 1. — Obj. 2, oeul. 2. Quelques sections transversales du bulbe buccal, prises, à des intervalles réguliers, dans la série des coupes. La région dorsale du bulbe est en haut de la figure et la région ventrale en bas.

[1] Neri a fait un travail histo-chimique sur le bec des Céphalopodes ; mais ses recherches n'ont porté que sur des animaux adultes. La substance qui constitue les mandibules s'y présente en couches parallèles fibreuses. Elle tient le milieu entre la chitine proprement dite et la corne. L'auteur n'entre pas dans de grands détails histologiques. Son mémoire ne contient aucune cytologie. Il n'y a pas de figures.

Neri (**1896**). — Osservazione chimiche ed istologiche sui becchi dei Cephalopodi. (*Proc.verb. Soc. Toscana sci. nat. Pisa*, X, 56-65.)

a). Une des premières coupes de la série. Il n'est pas encore question de la mandibule supérieure. Dans la cavité buccale, coupée un peu obliquemment, nous apercevons une coupe tangentielle, tout à fait superficielle, de la mandibule inférieure. Cette mandibule se trouve rattachée, dorsalement et ventralement, aux lèvres hérissées de papilles (bien connues chez l'adulte), par des tractus d'allure chitineuse.

Les figures à grande échelle nous permettront d'interpréter ces tractus comme les produits d'une sécrétion semi-fluide : les lèvres sécrètent ainsi une substance qui vient s'accoler à la chitine fixe de la mandibule inférieure.

b). Une des sections suivantes. La coupe intéresse beaucoup plus complètement la mandibule inférieure. Son bourgeon épithélial formateur est visible au centre (en gris pâle). La chitine fixe sécrétée par le bourgeon épithélial est représentée en noir intense. La chitine semi-fluide, qui renforce la chitine fixe, est représentée en gris. Les papilles sont visibles à droite et à gauche de la coupe. L'épaisseur considérable donnée, par la coupe, à la chitine fixe de la mandibule inférieure, résulte de ce que le bourgeon épithélial formateur s'élargit rapidement lorsqu'on passe d'une coupe à la suivante : la coupe de la mandibule est, par suite, oblique aux perpendiculaires élevées sur la surface de l'épithélium. Dans la paroi dorsale, se montre une fente verticale : c'est le commencement de la portion de la cavité buccale réservée à la mandibule supérieure.

c, *d*, *e*). La mandibule supérieure, qui se montre de plus en plus large sur les coupes, est seule représentée dans ces trois dessins.

f). La mandibule inférieure ne reçoit plus de chitine fluide de la cavité buccale. La mandibule supérieure s'épaissit du côté où se forme le crochet.

g, *h*, *i*, *j*). La mandibule supérieure est seule représentée. En *g*, nous sommes au niveau du crochet. La cuticule s'épaissit, en apparence, vers l'intérieur, parce que la coupe commence à lui être oblique. En *h*, nous sectionnons tangentiellement le fond de la gouttière profonde que, désormais, nous allons voir se creuser dans la mandibule. En *i*, la gouttière se dessine, mais la coupe passe encore par la pointe du crochet. En *j*, la gouttière est libre.

k). Section du bulbe buccal, à un niveau où le bourgeon formateur de la mandibule ventrale a cessé d'être libre sur ses bords latéraux

et où il ne se forme plus de chitine sur sa face ventrale externe. Le bourgeon, formateur de la mandibule dorsale, est également adhérent aux parois de la cavité buccale depuis la figure *h*. Un feuillet de chitine accessoire commence à se former dans l'intérieur de la cavité de la mandibule dorsale. On ne voit pas encore les bourgeons latéraux dorsaux qui donneront naissance à ce feuillet.

l). La mandibule dorsale est seule représentée. Vue des deux bourgeons formateurs du feuillet chitineux accessoire, ainsi que du feuillet lui-même, constitué par la coagulation d'une chitine semi-fluide. Cette chitine s'accolle latéralement aux deux rebords de la mandibule, de même qu'elle s'unit à celle-ci sur la ligne médiane de la gouttière.

Fig. 2. — Mandibules dorsale et ventrale d'une Seiche adulte. Croquis exécuté presque en grandeur naturelle, destiné à rendre plus intelligibles les coupes de la figure 1. Les deux mandibules ont été débarrassées des tissus mous, puis séparées l'une de l'autre, et représentées de profil, légèrement détournées, de façon à faire voir le rebord opposé de chaque gouttière.

Fig. 3. — Obj. 5, ocul. 2. Détail de la figure 1, *b*. Les parois de la cavité buccale forment un tissu cellulaire, où les noyaux sont tous à peu près au contact. Le tissu est schématiquement figuré par une teinte plate sombre, et les noyaux les plus rapprochés de la surface ont seuls été indiqués. Dans l'intérieur de la cavité buccale, on reconnaît la moitié de la mandibule ventrale, constituée ainsi que nous l'avons dit à propos de la figure 1, *b*. On voit la substance fluide, sécrétée par les papilles buccales, converger vers le bord latéral de la mandibule et s'y accoller. Elle se condense en cet endroit en une couche hyaline, dans laquelle se distinguent des stries concentriques, témoins de l'accroissement de cette couche par l'apport successif des vagues chitineuses.

(Bien entendu, ce mémoire n'étant pas chimique, mais morphologique, nous n'attachons pas ici un sens parfaitement défini au mot *chitineux :* on sait d'ailleurs qu'il y a beaucoup de variétés de chitine.)

La cuticule fixe n'est pas homogène. Il s'y dessine des polygones sombres séparés par des bandes claires ; la formation de ces polygones correspond à un travail moléculaire interne de la chitine. Il aurait, au premier abord, semblé légitime d'y voir les sections plus ou

moins obliques de prismes, et de rapporter ces prismes au travail sécréteur respectif des cellules épithéliales du bourgeon. Mais si on examine la figure 6, dans laquelle la chitine offre des aspects analogues, on ne peut accepter cette interprétation. Il s'agit donc bien ici de retraits effectués au sein d'une masse semi-fluide.

Dans le fond de la gouttière mandibulaire, il s'accumule un peu de chitine de transport[1].

Fig. 4. — Fragment d'une coupe voisine de celle qui est dessinée figure 3. L'objectif à immersion permet de se rendre mieux compte des détails des structures décrites ci-dessus.

Mes préparations ne montrent pas, en ce point, de limites cellulaires.

Fig. 5. — Obj. 5, ocul. 2. Fragment de la figure 1 *g*. Remarquer l'orientation générale des cellules du bourgeon qui forme la mandibule dorsale. Les cellules tendent à s'incurver, par l'extrémité qui sécrète la cuticule, de façon à se rapprocher de l'axe de la section. Il y a là un indice évident d'un travail interne réglé. L'alignement des noyaux noirs, assez symétriquement répartis dans la masse du tissu cellulaire, est, à ce point de vue, très digne d'attention.

La subordination de l'activité sécrétrice de chaque énergide, à une activité commune, n'est pas moins nette : il est impossible en effet, de marquer, pour une cuticule dont les deux bords interne et externe sont aussi peu parallèles entre eux et aussi obliques à l'axe de chaque cellule, la part du travail des énergides respectifs.

Ici, d'ailleurs, il serait banal de faire ressortir combien il est nécessaire qu'une activité générale règle la croissance des bourgeons mandibulaires, pour que cette croissance aboutisse à la formation d'un bec, dans lequel les deux mandibules sont dans une corrélation aussi parfaite. Mais, ce qui est plus utile à signaler, c'est que la

[1] Il n'est pas rare de rencontrer, dans la série animale, des cas où il y a ainsi de la chitine sécrétée à l'état semi-fluide. Ainsi, c'est souvent une substance de ce genre qui forme la coque des œufs ; chez les Cirrhipèdes, c'est encore de la chitine qui accole le pied à son support, etc...

Mais le point de comparaison, le plus intéressant à signaler, est fourni par la *Radula* des Mollusques céphalophores. Les dents s'y constituent, tout comme la mandibule inférieure de l'embryon de *Sepia*, au moyen d'une première couche de chitine fixe ; un émail, formé par de la chitine de transport, se dépose aussitôt après sur la surface de la dent. *Cf.* Rössler (**1885**). — Die Bildung der *Radula* bei den Cephalophoren-Mollusken. (*Zeitsch. Wiss. Zool.*, XLI, 447-482, 2 pl.). Ou encore : Rottmann (**1901**). — Ueber die Embryonalentwicklung der *Radula* bei den Mollusken. I. Cephalopoden. (*Ibid.*, LXX, 236-262, 2 pl.)

production de la cuticule du bec ne correspond à aucun tactisme immédiat, qui s'exercerait entre l'épithélium et le milieu ambiant, à aucune irritation de surface. En effet le bec se forme lorsque l'embryon est encore dans sa loge et avant qu'il ne prenne de nourriture. A aucun moment de la vie de l'animal, les tactismes ne rendraient compte des épaisseurs relatives qu'atteint la chitine dans les différentes régions, de façon à constituer un organe de forme spécifique.

Dans la masse même de la cuticule, on aperçoit des stries sinueuses, occasionnées par les poussées que la chitine semi-fluide, de nouvelle formation, exerce sur les portions externes, encore flexibles.

Fig. 6. — Obj. 5, ocul. 2. Fragment de la figure 1, *j*. L'orientation du tissu cellulaire est manifeste, comme dans la figure 5. Ce qui frappe ici, c'est surtout la différence du rôle que jouent les diverses cellules, suivant la place qu'elles occupent.

Très actives dans les deux régions qui sécrètent les bords du bec, elles le deviennent beaucoup moins au fond de la gouttière. En ce point, elles sécrètent une chitine d'une composition chimique un peu différente.

L'orientation protoplasmique une fois établie rigoureusement, ainsi que le montre la figure, la forme de la mandibule s'en suit très simplement. La croûte externe de la cuticule endigue, pour ainsi dire, le flux chitineux dans l'intérieur de l'angle dièdre que délimite chaque rebord tranchant de la mandibule. C'est ainsi que l'émission de la substance formatrice se fait à chaque instant dans le sens que révèlent les lignes sombres orientées vers le sommet du rebord. Le bourgeon épithélial, allant en s'accroissant toujours d'une façon coordonnée, la surface latérale de ce bourgeon s'allonge, la cuticule envahit cette surface au fur et à mesure de l'accroissement du bourgeon, et les choses continuent ainsi jusqu'à ce que l'animal soit adulte.

Remarquer, dans les rebords de la gouttière mandibulaire, les polygones sombres déjà signalées à propos des figures 3 et 4.

Extérieurement à la cuticule fixe, on voit s'accumuler, dans le fond de la gouttière, une chitine de transport, fournie sans doute accidentellement par des épithéliums voisins.

Fig. 7. — Obj. 5, ocul. 2. Fragment de la figure 1, *l*. Cette figure prête à des observations générales du même ordre que les figures 5

et 6. L'épithélium formateur de la cuticule, orienté sensiblement comme en 6, n'a été représenté que par une teinte plate générale. On voit qu'il pénètre beaucoup plus avant que tout à l'heure dans l'épaisseur des rebords de la mandibule, en même temps que la chitine sécrétée est moins épaisse.

Nous voulons, ici, marquer spécialement comment les bourgeons cellulaires, logés symétriquement, à ce niveau, de part et d'autre de l'axe longitudinal de la gouttière, sont employés, un peu comme les papilles des figures 3 et 4, à sécréter une chitine fluide qui s'accolle à la surface de la cuticule fixe. Nos préparations ne nous renseignent jusqu'ici qu'incomplètement sur la signification de ces bourgeons latéraux.

Fig. 8. — Fragment de la figure 1, *k*. Le dessin *a* représente une portion de la mandibule ventrale, le dessin *b* une portion de la mandibule dorsale. Sur la coupe, ces deux fragments étaient en face l'un de l'autre, laissant entre eux un espace vide à bords sensiblement parallèles. Il a fallu les déplacer, afin de faire tenir les diverses figures dans les limites de la planche. Pour remettre les choses dans l'état primitif, il suffit de faire remonter le dessin *b* jusquà ce que cette lettre soit en face de la lettre *a*.

La différence des travaux effectués par chacun des bourgeons formateurs est parfaitement nette sur cette figure.

L'activité de la mandibule ventrale s'exerce dans des directions orthogonales à la surface du feuillet qui confectionne la gouttière mandibulaire. En outre, cette activité est modérée. Elle s'accroît fort peu, depuis les rebords de la mandibule jusqu'à son axe longitudinal. Le résultat est une cuticule à bords sensiblement parallèles et à surface unie.

Tout au contraire, sur les faces latérales internes du bourgeon dorsal, les poussées sont très obliques à la surface du feuillet cellulaire; elles sont dirigées, comme on l'a vu, vers le sommet de l'angle dièdre que forme le rebord de la gouttière. Il en résulte des plissements de la surface épithéliale.

Après que la cuticule a apparu, ces plissements persistent et continuent à témoigner de l'aspect que présentait l'épithélium formateur, alors qu'il était nu.

Cette même figure se prête à l'examen des premiers stades de la cuticularisation. Ces stades sont les seuls intéressants, puisque, par

la suite, la mandibule n'a plus qu'à s'accroître par des apports de substance.

Sur le dessin *a*, nous voyons, dans le haut de la figure, l'épithélium limité par une ligne que la rubine révèle nettement. C'est une couche, physiquement ou chimiquement différenciée, simple pellicule, en dessous de laquelle le cytoplasma reste, sur une épaisseur minime, un peu plus clair qu'ailleurs. Il forme ainsi un ectoplasma vaguement délimité. En un point, qu'il est difficile de préciser, tant les transitions sont ménagées, la couche ectoplasmique, visible sous la pellicule limitante, se fonce : elle retient plus énergiquement la rubine. Presque aussitôt, cette bande sombre se limite du côté du cytoplasma sous-jacent : voici la cuticule constituée par une *transformation directe* de la zone ectoplasmique. La couche limitante externe de cette cuticule, couche qui forme une ligne infiniment mince, est en continuité parfaite avec la pellicule de tout à l'heure et présente le même aspect uni. Si nous suivons le dessin *a*, en allant vers le bas, nous verrons la cuticule s'épaissir progressivement.

Une pellicule nouvelle apparaît ensuite entre la cuticule et le cytoplasma. C'est au travers de cette pellicule que la chitine va maintenant se trouver émise par *exsudation*.

Nous pourrions répéter cette même description à propos du dessin *b*. La seule différence réside dans le fait que, avant toute cuticularisation, la pellicule cytoplasmique est à peu près invisible. Il en résulte que la cuticule, une fois formée, ne présente pas la couche limitante externe, visible sur le dessin *a*.

Donc, chez la *Sepia*, ce qu'on pourrait appeler la pellicule cuticulaire est la continuation de la pellicule cytoplasmique. Il en serait autrement pour les cuticules formées, dès le début, par un exsudat liquide destiné à se coaguler progressivement. La bague externe du laminoir, chez la larve de Chironome (pl. XV, fig. 3 et 4), nous fournit un exemple certain de cet autre mode de formation des cuticules, puisque la chitine est sécrétée au travers d'une bordure en brosse persistante.

Quant aux allures, si particulières, de l'une et de l'autre de ces cuticules du bec, chez la *Sepia*, il est si vrai qu'elles sont le fait d'une coordination trophique, que les cuticules respectives commencent à se former en des régions qui se correspondent sur les deux bourgeons mandibulaires.

Fig. 9. — Fragment de la mandibule inférieure, pris non loin de l'axe longitudinal de la gouttière de cette mandibule, sur les parties rectilignes du rebord. On voit la cuticule parfaitement indépendante de la pellicule cytoplasmique, si bien que les réactifs peuvent l'en détacher; il est donc évident ici, comme a commencé à nous le montrer l'examen de la figure 8, *a*, que la cuticule ne peut continuer à s'accroître que par sécrétion d'une chitine fluide au travers de cette pellicule. La cuticule laisse apercevoir quelques stries, situées dans son plan, et qui sont les indices d'une croissance par apposition.

Fig. 10. — Sur le disque buccal de l'embryon de Seiche, on aperçoit quelques rares cellules ciliées. Cette figure reproduit deux de ces cellules qui bordent une cellule caliciforme. Les cils sont ici complètement dépourvus de granulations basilaires. Tel est le fait que nous désirons mettre en évidence.

PLANCHE XXI

Mollusques.

Les figures 1 à 15 ont trait à divers organes du *Pecten jacobæus*.

Fig. 1. — Obj. 2, ocul. 2. Section transversale d'un rectum de *Pecten*, pratiquée immédiatement en-dessous du cœur. Une moitié de la section est seule dessinée. La portion de l'épithélium, qui occupe la droite de la figure et qui est représentée avec une bordure plus sombre, correspond aux cellules vibratiles à cônes radicaux. Cette portion est relativement peu plissée et constitue une sorte de typhlosolis. Le reste du rectum, formé de hauts bourrelets plus ou moins étroits, se trouve le siège d'une sécrétion active, étudiée dans les figures 2 et 3. Les produits de cette sécrétion se retrouvent dans la lumière de l'intestin.

Fig. 2. — Détail d'un des plissements de la zone sécrétante du rectum, chez le *Pecten*. Fixation au liquide de Zenker. L'axe du bourrelet est occupé par de hautes cellules très étroites, dont les noyaux occupent des niveaux variés. Il est difficile d'affirmer que toutes ces cellules restent en connexion avec la basale, qui ne pénètre pas dans le bourrelet. Ces cellules cylindriques banales sont, dans notre figure, reconnaissables à leurs noyaux très allongés, par

rapport à leur largeur, ou, du moins, en est-il ainsi dans l'axe du bourrelet. Sur les côtés de l'épaississement épithélial, ou dans les sillons qui séparent les bourrelets, il se trouve aussi des cellules banales, dont les noyaux ont gardé une forme ovalaire, en rapport avec les dimensions normales des cellules. A droite de la figure, on voit quelques-unes de ces cellules porter des cils clairsemés, implantés sur une granulation basilaire parfaitement nette. Dans le haut du bourrelet, on rencontre une cellule vibratile, à racines ciliaires très nettes, paraissant un souvenir (si l'on peut ainsi parler), des cellules à cônes radicaux de la région spéciale du rectum.

Nous indiquerons, sans insister davantage, ce fait que la présence des bourrelets rectaux est due à des poussées localisées, et non pas à des plissements. Les cellules de soutien subissent un accroissement en rapport avec l'intensité des poussées.

Ce qui est le plus intéressant à étudier ici, c'est le mécanisme de la sécrétion, fort active, qu'élaborent les éléments placés entre les cellules de soutien dont nous venons de parler. Ce sont pour la plupart des cellules migratrices (*Cf.* les travaux de Frenzel). Il se développe dans le cytoplasma un petit nombre d'inclusions volumineuses, ressemblant, en plus gros, aux boules sécrétées par les cellules caliciformes de l'estomac des Cténophores (*Cf.* pl. XIX, fig. 21).

Il s'en forme aussi quelques-unes plus petites. La cellule, tout en se chargeant de ces boules de sécrétion, monte à la surface de l'épithélium. Là, il est parfaitement évident que la cellule mûre est tout entière mise en liberté, y compris son noyau. Ce noyau n'est pas, sur les coupes, sensiblement différent des noyaux encore compris dans l'épithélium. Comment s'effectue, dans un pareil épithélium, la régénération cellulaire? Evidemment, les très petits noyaux qu'on aperçoit çà et là, dans le bas de la figure, sont des noyaux destinés à grossir, mais d'où proviennent-ils? Peut-être du tissu conjonctif sous-jacent. En dehors de ces petits noyaux, on aperçoit des noyaux doubles qui font penser à des amitoses.

Nous donnons ici cet exemple de sécrétion holocrine, à cause de son caractère morphologique parfaitement net; mais nous n'avons pas fait de recherches d'ordre chimique. Au point de vue chimique, il serait singulier que, dans une portion de l'intestin, si voisine de l'anus, cette sécrétion eût un rôle différent de celui que joue une

sécrétion muqueuse lubréfiante. Au point de vue morphologique, des cas du genre de celui-ci s'opposent utilement aux descriptions faites par les partisans de la théorie vésiculaire. Si, en effet, la cellule se détruit ici, c'est qu'elle est obligée de le faire, tant pour mettre en liberté les produits insolubles de son activité, que parce qu'elle est épuisée.

Fig. 3. — Résidus qui apparaissent sur les coupes, au voisinage des bourrelets, et qui représentent le résultat de la fonte cellulaire ci-dessus décrite. Les sphères claires, qui contiennent des globules sombres, ne ressemblent guère à des noyaux en dégénérescence ; elles doivent représenter plutôt les boules de sécrétion en voie de transformation chimique.

Fig. 4. — Fragment de l'épithélium à cônes radicaux, aussi nets que ceux de l'intestin d'Anodonte. Même traitement que pour la figure 2. Entre les deux cellules ciliées se voit une cellule sécrétante, aussi belle que celles de la figure 2. Ces cellules ne sont pas rares dans cette région. D'ailleurs les cellules à cônes peuvent elles-mêmes présenter, dans leur cytoplasma, des boules d'un aspect tout pareil, témoin la première cellule de la présente figure.

Les cônes radicaux se terminent par une seule fibrille particulièrement chromatique, plus ou moins sinueuse. Il est parfaitement certain que ces fibrilles intracytoplasmiques aboutissent aux granulations basilaires même, et non pas entre les pieds des cils. Les cellules ne portent pas une véritable bordure en brosse ; mais plutôt une sorte de cuticule que les cils traversent.

Fig. 5. — Fragment d'épithélium, pris dans le rectum de *Mya*. Fixation au liquide de Zenker, coloration à l'hématoxyline ferrique et à la rubine. Je présente ici deux cellules dont l'une est une cellule vibratile tout ordinaire, et l'autre une cellule nettement muqueuse. Dans cet épithélium, les cellules muqueuses s'allongent à partir de la basale, entre les cellules vibratiles, pour venir déverser leur mucus à la surface. Elles contiennent un réseau lâche, fortement colorable par la rubine. Ici les cellules vibratiles ne forment pas de cônes d'Engelmann. Elles sont munies d'une bordure en brosse.

Fig. 6. — Portion superficielle d'un épithélium pris dans le même rectum de *Mya*, à côté du précédent. Les cellules se distinguent de celle que reproduit la figure 5, en premier lieu, par l'extrême petitesse des granulations basilaires; en second lieu, par l'impor-

tance et la parfaite netteté de la bordure en brosse que personne, ici, n'aurait envie de confondre avec une cuticule perforée par les cils. Les déplacements des bâtonnets de la bordure en brosse nous renseignent parfaitement à cet égard. (*Cf.* les aspects décrits dans l'intestin du Chironome.)

Il suffit, d'autre part, de regarder successivement les figures 4, 5, 6, pour éviter de se mêler aux querelles de ceux qui se sont faits les champions de la bordure en brosse contre la cuticule perforée. On voit avec quelle facilité le plateau revêt l'un ou l'autre de ces deux aspects.

Les figures 7 à 11 se rapportent aux tentacules palléaux du *Pecten*.

Fig. 7. — Obj. 2, ocul. 2. Un tentacule marginal est implanté tout près du bord libre du manteau. Le tentacule est coupé suivant son axe longitudinal, et le manteau perpendiculairement à son bord libre. C'est le bord du manteau qui forme, sur le dessin, la petite pointe dressée à gauche du tentacule.

Fig. 8. — Coupe du bord libre du manteau, fragment de la figure 7. Fixation au liquide de Zenker. La cuticule dentelée est séparée du cytoplasma par une zone d'alvéoles (ou par une couche de bâtonnets parallèles), tout à fait comme dans l'intestin de la Ligie. (*Cf.* pl. XVIII, fig. 6 et 7.)

Fig. 9. — Deux papilles du tentacule palléal du *Pecten*. La papille *a* porte un pinceau de cils en état de vibration, la papille *b* porte des cils tout à fait pareils, mais immobiles. Il semble légitime, après étude complète de ces tentacules, d'admettre que l'une et l'autre de ces papilles constituent indifféremment des organes sensitifs de Flemming. Les cils de ces cellules en pinceau n'avaient pas encore, à ma connaissance, été vues en vibration. C'est sur le même tentacule que j'ai dessiné l'une et l'autre des papilles représentées ici.

Fig. 10. — Section longitudinale d'un tentacule palléal du *Pecten*. Fixation au sublimé acétique. Quoique l'hématoxyline ferrique permette parfaitement de distinguer, du tissu conjonctif, le gros nerf qui occupe l'axe du tentacule, elle ne décèle pas les fines fibrilles nerveuses qui aboutissent aux cellules respectives des organes sensitifs. Ces fibrilles nerveuses étant parfaitement connues, je ne m'en suis pas occupé. Les fibrilles représentées en noir en-dessous de l'épithélium sont d'une nature conjonctive ou élastique.

Nous connaissons assez maintenant combien, dans une foule d'épithéliums, les cellules se montrent subordonnées à des forces d'ensemble qui règlent la croissance de régions plus ou moins étendues, pour ne pas hésiter à reconnaître que les papilles se constituent ici tout à fait comme si elles étaient sculptées dans un tissu syncytial. Les unes sont digiliformes, les autres larges et obtuses. Quant aux limites cellulaires, on les rencontre en des points quelconques. Pas une cellule ne dérange la courbe générale de la surface. Naturellement, il n'y lieu d'invoquer aucun tactisme pour expliquer la formation de ces papilles, aucun effet produit par l'influence du milieu extérieur. Mais on aurait peut-être aimé rapporter la formation des papilles à une excitation fonctionnelle en rapport avec la présence des organes sensitifs. Il n'en est rien. Les organes sensitifs se constituent en des points quelconques ; ils n'exercent aucune influence sur la forme générale des papilles. Ils peuvent se trouver au sommet d'une papille digitiforme, ou sur le côté, ou dans un creux, ou quelque part sur une surface uniforme. Beaucoup de papilles digitiformes en sont dépourvues.

Le fait que ces organes sensitifs se rencontrent fréquemment dans des creux, donne à penser qu'il ne s'agit pas là d'organes de tact. Si toutefois c'était leur rôle, ils y seraient bien mal adaptés.

Les cils des tentacules, soit qu'ils forment à l'épithélium un revêtement discontinu, ou qu'ils appartiennent aux organes sensitifs, nous intéressent ici au point de vue des granulations basilaires. Les uns et les autres peuvent être considérés comme dépourvus de ces granulations.

Pour les cils épithéliaux, ce n'est pas ce qui apparaît au premier coup d'œil, du moins sur la figure 10. On voit en effet, à leur base, une couche de ponctuations noires. Malgré leur peu de régularité, ces granulations ne seraient pas plus négligeables que celles dont on doit fréquemment se contenter quand on examine les cellules vibratiles dans la série : mais il faut remarquer qu'ici les ponctuations noires ne sont pas limitées aux régions ciliées, ni d'ailleurs constantes dans ces régions. Sur la même coupe où a été dessinée la figure 10, il se rencontrait, un peu plus loin, des cils sans granulations (*Cf.* la fig. 11). De plus, sur notre figure, on voit les ponctuations se prolonger sous la cuticule, sur la plus grande partie de la papille de droite, dans une région non ciliée. Nous rappelant alors

avec quelle facilité le sublimé provoque l'apparition de granulations, fréquemment très chromatiques, nous n'attacherons aux ponctuations actuelles, puisqu'elles ne sont pas limitées aux seules régions pourvues de cils, aucune importance théorique. (*Cf.* d'ailleurs la pl. XVI, fig. 1, *a*, 4 *b*).

Si maintenant nous passons au cas des cils sensitifs, nous remarquerons qu'ils ne possèdent, à leur implantation sur l'épithélium, en dessous de la cuticule, aucune granulation. En revanche, un peu plus bas, chaque cellule filiforme présente une zone chromatique alfongée, parfaitement nette. Nous ne savons rien de cette zone, sinon qu'il n'y a aucun motif pour y voir une formation centrosomatique. Ce n'est pas une zone motrice, puisque le plus souvent les cils sensitifs qui en émanent demeurent immobiles.

Les cellules des papilles sont pigmentées : les gouttelettes de pigment sont représentées, la plupart en gris, quelques-unes en noir, sur notre figure.

Nous n'avons rien à dire des noyaux, sinon que, ici comme partout, ils reflètent l'état d'équilibre de la cellule où ils se trouvent. Les noyaux de l'organe sensitif représenté à gauche sont effilés en pointe par le bas et se continuent avec un filament qui représente le corps de la cellule nerveuse. Ceux de l'organe de droite sont ovalaires. Evidemment les poussées dynamiques n'étaient pas du tout les mêmes dans l'un et l'autre cas. Entre les pieds des cellules de soutien, cellules presque toujours effilées par la base, règnent des lacunes sanguines. Le rétrécissement de la cellule à sa base doit être le résultat de la tension du sang dans ces lacunes.

Fig. 11. — Autre tentacule de *Pecten*, fixé au liquide de Zenker. La coupe passe par une région uniforme, que la présence d'un organe sensitif n'a aucunement modifiée.

Ici la zone d'alvéoles sous-cuticulaires est visible comme dans la figure 8, mais je ne crois pas que la présence de cette zone soit constante, la figure 10 étant dessinée d'après un tissu parfaitement fixé.

Nous appelons l'attention sur l'absence complète des granulations basilaires au pied des cils vibratiles reproduits dans cette figure. Pour témoigner de ce que la décoloration n'avait nullement été poussée trop loin, nous signalons les fibres élastiques ou musculaires sous-épithéliales, encore très noires, et, de même, les flaques

brunes qui s'aperçoivent dans la partie droite de la figure, au sein du cytoplasma. A gauche, on remarquera une cellule caliciforme, ayant toute la région supérieure de sa membrane d'enveloppe encore noire, et, à son intérieur, des magmas bruns.

Les figures 12, 13 et 14 se rapportent à l'organe de Thiele du *Pecten* [1].

Fig. 12. — Obj. 2, ocul. 2. Fixation au liquide de Zenker. Coupe transversale du repli de l'épiderme palléal qui, sur son bord libre, s'épaissit pour constituer l'organe de Thiele. Un nerf monte parallèlement au plan de la coupe et s'irradie dans l'épithélium stratifié. Cet épithélium, sur le présent croquis, est représenté par une teinte sombre, bordée en dessus et en dessous par une teinte plus claire. La teinte sombre correspond aux noyaux, très rapprochés et disposés sur sept ou huit rangées.

Thiele décrit les cils comme non vibratiles ; telle est également mon opinion. Ils sont, chez le *Pecten*, longs d'environ 100 μ.

Fig. 13. — Détail de la partie superficielle de l'organe nerveux. Les limites cellulaires se voient assez bien, dans la zone claire qui règne au-dessus de la couche des noyaux ; mais les racines ciliaires, très fortes, introduisent quelque confusion dans la représentation des cellules. On voit que ces racines sont en relation avec des cils immobiles. Nous ferons la même remarque au sujet des belles granulations basilaires que nous rencontrons ici.

Au-dessus des granulations basilaires, on aperçoit une bordure en brosse parfaitement développée. Les cils sont coupés, sur le dessin, au quart environ de leur longueur réelle.

Appelons encore l'attention sur les divergences profondes qui règnent, au point de vue de la structure, entre les organes sensitifs des tentacules décrits ci-dessus et ces organes de Thiele. Les fonctions des uns et des autres ne doivent pas être cependant bien différentes.

Fig. 14. — Ne quittons point l'organe de Thiele sans repré-

[1] On sait que l'organe de Thiele est un bourrelet sensitif, pourvu de cils géants. Il est situé sur un repli de l'épiderme, placé, chez les Acéphales, dans une zone comprise entre la papille anale et le point d'attache des branchies. Cet organe est innervé par un des nerfs du manteau que fournit le ganglion viscéral. Chez le *Pecten*, il n'y a d'organe de Thiele que du côté droit. On sait que ces organes manquent chez les *Siphonés* et sont, au contraire, généralement présents chez les *Asiphonés*. *Cf.*, Thiele (1889). — Die abdominal Sinnesorgane der Lamellibranchier. (*Zeit. wiss. Zool.* XLVIII, p. 47-58, 1 pl.)

senter un fragment de l'épithélium banal du manteau, pris sur le repli épidermique palléal qui supporte le bourrelet sensitif. Deux remarques s'imposent : En premier lieu, il est fort probable que la bordure en brosse possède ici, à peu près complètement, la valeur d'une cuticule, quoiqu'on aperçoive des striations même sur les cellules non ciliées. En second lieu, les granulations basilaires des cils vibratiles sont extrêmement petites, par rapport à celles des cils sensitifs immobiles de tout à l'heure. Elles sont ici en proportion de la grandeur des cils eux-mêmes (ce qui ne correspond nullement à une loi générale) ; en revanche elles ne sont pas du tout en proportion de la motilité du cil.

Fig. 15. — Fragment de la branchie du *Pecten*, montrant les cils, par l'intrication desquels les coussinets des filaments branchiaux se trouvent réunis. Même traitement que ci-dessus. Voici encore des cils immobiles pourvus de granulations incontestables.

S'est-on parfois demandé, en se plaçant dans la théorie de l'individualité cellulaire, quelle pouvait bien être l'excitation fonctionnelle à laquelle les cellules des filaments branchiaux obéissent, quand elles prolifèrent de façon à constituer ces disques régulièrement espacés, situés soigneusement en face les uns des autres ; quand, enfin, elles entrecroisent leurs cils, organes normalement moteurs ou sensitifs, pour en faire des organes d'union, constitués suivant un procédé aussi paradoxal ?

Les figures 16 à 22 ont trait aux branchies de quelques Acéphales, Anodontes, Mye, Unio.

Fig. 16. — Obj. 5, ocul. 2. Rappel des dispositions des éléments cellulaires sur le bord libre d'un filament branchial. Le filament est coupé transversalement, c'est-à-dire que par rapport à l'ensemble du feuillet branchial, la coupe est perpendiculaire au plan du feuillet et parallèle au bord libre de celui-ci.

La disposition histologique du filament branchial, surtout chez l'Anodonte, est une chose suffisamment connue. Le fait le plus saillant réside dans la constitution d'une rangée de membranelles. Cette différenciation a lieu grâce à la spécialisation d'une file de cellules, situées, d'une façon générale, au point où le filament branchial, considéré sur sa section transversale, se recourbe du côté de ses voisins de droite et de gauche, de manière à limiter, avec chacun d'eux, une fente branchiale longitudinale. Autrement dit, à la surface de la

branchie, la ligne des cellules à membranelles marque l'entrée des fentes [1].

La figure 16 nous montre deux membranelles, symétriquement placées de part et d'autre d'un même filament. Ces membranelles, qui battent dans le plan de la figure, sont vues par leur face large. Les cellules à membranelles sont les *cellules d'angle* d'Engelmann. Entre les cellules d'angle, sur le haut de la figure, se voient les cellules vibratiles de la surface libre du feuillet branchial, portées par le demi-cylindre superficiel de chaque filament. Sur les faces latérales du filament, après qu'on a dépassé une cellule non ciliée, on rencontre, chez l'Anodonte, trois rangées de cellules à cils élevés, les *cellules latérales* d'Engelmann, puis un certain nombre de cellules nues, jusqu'à une rangée de cellules caliciformes. En dessous, si le filament est libre, ses deux bords se rapprochent de façon à former une section à peu près triangulaire, sinon il se soude avec ses voisins; dans ce dernier cas, la fente branchiale est virtuelle, du moins sur la coupe considérée.

Sur les coupes, faites à la façon de celle de la figure 16, les cellules d'angle se reconnaissent presque toujours au premier coup d'œil à leurs noyaux sombres. On rencontre généralement deux de ces noyaux sur la même coupe, parce que les cellules, très régulière-

[1] Il n'est pas inutile, afin de bien fixer les idées, de rappeler quelle est ici la constitution des membranelles. On voit, sur la surface de chaque cellule à membranelles, (*Cf.*, figure 20), deux lignes fortement réfringentes, qui marquent l'insertion de deux rangées de cils. Si nous avions affaire à une membranelle d'Infusoire (par exemple à une membranelle de *Stentor* ou de *Bursaria*, pour prendre des types où la membranelle est à son maximum de complexité), les cils de chaque rangée s'accoleraient ensemble, puis les deux rangées se souderaient l'une à l'autre. Il se serait constitué ainsi une palette à deux feuillets. La palette battrait perpendiculairement à son plan. Les membranelles successives s'inclineraient ainsi activement l'une vers l'autre, du côté de la bouche; l'onde irait d'ailleurs à reculons, c'est-à-dire qu'elle se propagerait en sens inverse du coup de rame. Bref, le résultat de ce mouvement métachronique serait une onde de vibrations longitudinales. Chez les Acéphales, la membranelle possède une structure analogue, mais son mouvement est tout autre. La membranelle se recourbe sur sa tranche. Chaque palette vibratile regarde la fente branchiale par sa tranche; les palettes successives se regardent par leurs faces larges. Au lieu de battre les unes vers les autres, elles vibrent dans des plans parallèles. C'est de la même façon que les touches d'un piano s'abaissent l'une après l'autre lors de l'exécution d'une gamme. Il se propage ainsi des ondes de vibrations transversales. (J'appelle ailleurs l'attention sur le fait que les membranelles du *Stentor*, étroites et triangulaires, à la façon de celles des Acéphales, sont aussi parfois susceptibles de battre sur leur tranche, pour déterminer la natation en avant ou en arrière; mais elles battent alors synchroniquement (*Cf*, 2me partie, ch. III, § II). En résumé, si l'on regarde, par-dessus, la fente branchiale d'un Acéphale, on assiste à la propagation d'une série d'ondes qui parcourent en sens inverse les deux bords opposés de la fente.

ment disposées les unes contre les autres à la surface de l'épithélium, y occupent un espace qui, dans la profondeur, ne suffit pas à leurs noyaux. Au niveau de ceux-ci, elles se disposent comme elles peuvent et, sur la coupe transversale de la ligne des membranelles, chevauchent plus ou moins les unes sur les autres. (*Cf.* la fig. 8 d'Engelmann [1]).

Il était nécessaire, pour l'intelligence des figures qui vont suivre, de rappeler la structure, très élégante, des filaments branchiaux des Acéphales. Les divergences, que présentent les types divers, n'altèrent pas profondément le plan général que nous venons d'étudier chez l'Anodonte.

Fig. 17. — Fragment d'une rangée de cellules à membranelles de l'Anodonte. Fixation au sublimé acétique. Cette figure et les suivantes vont nous révéler des structures cytologiques toutes différentes de celles qu'Engelmann avait représentées, il y a vingt ans déjà.

Le plan de la section est perpendiculaire à celui de la figure 16, et parallèle à la surface générale de la branchie. En parcourant les sections successives, on rencontre d'abord les cellules superficielles coupées parallèlement à leur face libre ; on coupe bientôt ces mêmes cellules de plus en plus obliquement ; enfin, quand on atteint les cellules à membranelles, puis, un peu plus bas, les cellules latérales, on coupe tous ces éléments parallèlement à leur grand axe.

Pour ce qui est spécialement des cellules à membranelles, la section est perpendiculaire à la double rangée des cils qui s'accollent pour former les deux faces des palettes. Dans le dessin, les insertions ciliaires, disposées sur le milieu de la face libre, occupent l'axe de chaque élément. Le plateau cellulaire s'est condensé en un bourrelet, dans la masse duquel se trouvent englobés les deux files de bâtonnets qui supportent les cils. Ces bâtonnets sont noyés dans une gangue qui représente le plateau, resserré de façon à occuper à peu près le tiers de la surface cellulaire.

A la base des bâtonnets porteurs des cils, règne un double cordon chromatique. Chacun de ces cordons représente les granulations basilaires fusionnées. Sur la coupe, on aperçoit la section de ces

[1] Engelmann (**1880**). — Zur Anatomie und Physiologie der Flimmerzellen. (*Arch. Ges. Physiol.*, XXIII, 505-534, 1 pl).

Les travaux ultérieurs ne sont pas cytologiques. Citons :

Janssens F. (**1893**). — Les branchies des Acéphales. (*Cellule*, IX, 7-74, 4 pl.)

cordons. Les limites cellulaires s'enfoncent normalement à la surface épithéliale et restent parallèles entre elles.

Les choses seraient de la sorte fort simples; mais elles se compliquent par l'entrée en scène de racines ciliaires tout à fait particulières. Chaque bâtonnet basilaire se continue dans le sens du cytoplasma avec un filament radical. Ces filaments, loin de converger l'un vers l'autre, de façon à représenter, dans le sein de la cellule, comme une image symétrique et raccourcie de la membranelle externe, divergent au contraire, laissant entre eux un espace clair. Chaque racine va s'accoler à la membrane latérale de la cellule; là elle rejoint la racine correspondante de la cellule voisine. Après quoi les parois latérales de chaque cellule, ainsi constituées, s'enfoncent pour se placer de part et d'autre des noyaux. Nous avons dit que ces noyaux, se logeant comme ils peuvent en avant ou en arrière du plan de la figure, il en résulte, quand on atteint le niveau des noyaux, un certain désordre, qui contraste avec la régularité toute géométrique des zones superficielles.

Pour terminer la description de l'appareil pariétal, il faut voir ce qui se passe entre les bourrelets qui, sur chaque cellule, portent la double rangée des cils. Sur la coupe, entre ces bourrelets successifs, il y a un espace vide. Ce vide est fermé, comme par un couvercle, par une membrane très fine qui unifie, à l'extérieur, la surface branchiale, en s'étendant de la crête d'un bourrelet à celle du suivant. Pratiquement, c'est donc cette membrane qui détermine le plan superficiel d'où émergent en apparence les deux rangées parallèles des cils accolés. En réalité, une grande partie de ces détails risquent d'échapper à l'observation faite sur le vivant, ainsi qu'en témoignent les dessins très schématiques d'Engelmann.

Notre attention est maintenant appelée sur l'espace clair, intracellulaire, réservé entre les deux feuillets radicaux divergents. Dans cet espace, nous allons rencontrer, assez généralement, une sphère tout à fait incolore, et, logées au sein de cette sphère, une ou deux granulations comparables aux centrosomes des auteurs. Nous dirons simplement ici que, si nous nous bornions à l'examen de ce que nous avons vu chez la Mye, par exemple, si nous faisons abstraction de ce qui se passe dans les autres cellules de la branchie, ou, dans les mêmes cellules appartenant à des individus différents, nous n'aurions guère d'arguments à opposer, d'une façon irréfutable, à ceux qui

voudraient voir ici des centrosomes. Mais comme, ailleurs, ces granulations font défaut, nous aurions tort d'attribuer, aux cellules à membranelles, un *kinocentre*, dont leurs voisines seraient privées. Si l'on voulait absolument reconnaître ici des centrosomes, il ne pourrait s'agir que d'organes résiduels. D'ailleurs, la sphère claire ressemble à une vacuole bien plus qu'à un archoplasma.

Nous n'avons aucune explication valable à présenter, pour rendre compte de la fréquence de ces formations. Pour ce qui est de leur emplacement très caractéristique, ce qui lui donne un caractère de nécessité, c'est la disposition même des filaments radicaux divergents.

Fig. 18. — Fragment d'une rangée de cellules à membranelles chez la Mye: Ici les choses sont analogues, dans leurs dispositions essentielles, à ce qui se réalise chez l'Anodonte (ou chez l'*Unio*, pour lequel nous ne donnons point de dessin); mais nous constaterons, dans l'appareil pariétal proprement dit, une certaine simplification. Entre la surface réelle des cellules et la membrane limitante externe, on ne distingue pas nettement, d'une part les bourrelets saillants médians, d'autre part les vides interstitiels. Il semble que les bâtonnets qui représentent la bordure en brosse, soient simplement logés dans l'épaisseur de quelque production cuticulaire homogène. La chose n'a, d'ailleurs, aucune importance biologique.

Fig. 19. — Fragment de la rangée des cellules à membranelles de l'Anodonte, dessiné à un agrandissement double de notre grossissement normal, c'est-à-dire à environ 2200 diamètres. Nous mettons ici en parallèle, en *b* les dispositifs que révèlent nos préparations, d'une façon parfaitement évidente, en *a* le dispositif erroné que représentent les dessins d'Engelmann.

Pour ce qui est des différenciations pariétales, il est évident qu'Engelmann a laissé échapper une partie d'entre elles, qui restent d'ailleurs en blanc sur son dessin. Quant à ce qui a trait aux structures internes, cet auteur a visiblement confondu les racines ciliaires avec les limites cellulaires.

Fig 20. — Croquis semi-schématique de l'épithélium à membranelles, vu de 3/4 et par-dessus. On aperçoit, en perspective, la surface libre des cellules avec les cordons chromatiques basilaires. Le bourrelet saillant n'est pas représenté. Ce croquis nous rappelle quelles sont les dispositions géométriques réalisées dans ces cellules spéciales.

On avouera que le travail de la force centrale morphogène est ici particulièrement reconnaissable. Au sein d'un épithélium vibratile banal, voilà des cellules qui, le long d'une rangée rigoureusement localisée, se spécialisent d'une façon constante. Non seulement l'arrangement général de ces cellules, mais les différenciations dont chacune est le siège, sont parfaitement géométriques. L'appareil mécanique, destiné à provoquer l'entrée de l'eau dans la branchie, s'organise avec une véritable élégance. Les différences individuelles dans le métabolisme des cellules s'effacent, et tout l'ensemble est comme tiré au cordeau.

Tout commentaire obscurcirait l'éloquence du fait brutal devant lequel nous nous effaçons, impuissant à proposer la moindre explication.

Fig. 21. — *a* et *b*, échantillons des cellules de la surface de la branchie chez l'*Unio*. Fixation au sublimé acétique. On rencontre parfois des granulations chromatiques, logées au sein de vacuoles claires, ainsi que nous l'avons vu chez l'Anodonte. Si la deuxième cellule de *a* manque de *centrosome*, on peut dire que la cellule de *b* en a trop. Nous observons deux diplosomes identiques : lequel devra représenter le soi-disant *kinocentre* de la cellule ?

Remarquons de plus ici l'extrême petitesse des granulations basilaires des cils. C'est pourtant sur la même coupe que nous trouverons des granulations comme celles de la figure 22. Nous pouvons nous considérer, ici, comme en présence d'un terme de passage entre les cils munis de granulations typiques, nettement chromatiques, et les cils, dont nous avons déjà rencontré un exemple (pl. XX, fig. 10), qui en sont tout à fait dépourvus.

Fig. 22. — Cellules latérales d'*Unio*. Ces cellules sont sensiblement moins développées que chez l'Anodonte. La coupe est faite comme celle de la figure 21. Il se trouve qu'ici les granulations basilaires sont plus visibles et retiennent beaucoup mieux la couleur.

La cellule de droite ne contient aucune espèce de granulations, qu'il soit possible de regarder comme un centrosome. En revanche la cellule de gauche en contient une dont la forme n'est guère satisfaisante à ce point de vue. Il n'en est pas moins vrai que, dans la série de nos dessins, nous verrons se présenter tous les termes de passage désirables, entre des concrétions irrégulières et des diplosomes typiques, si bien que nous ne pourrons guère nous refuser à homologuer

les termes extrêmes de cette série, c'est-à-dire à refuser aux uns et aux autres la signification de centrosome.

Si, accordant un instant d'attention au problème, bien secondaire, qui se pose au sujet des relations des cuticules avec les bordures en brosse, nous nous demandons à laquelle d'entre ces formations nous avons affaire, lorsque nous observons les branchies des Acéphales, il nous paraîtra difficile que la ligne que nous rencontrons à la limite supérieure du plateau, dans les figures 21 et 22, ne représente pas la limite supérieure d'une cuticule : nous aurions sous les yeux une cuticule striée, c'est-à-dire une bordure en brosse dont la gangue serait assez dense pour devoir être désignée par le mot de cuticule. Mais il se pourrait aussi que la ligne en question représentât une cuticule disposée par-dessus une bordure en brosse, de même que, sur les cellules à membranelles de l'Anodonte, nous voyons une mince membrane recouvrir les intervalles des bourrelets.

Fig. 23. — Trois cellules, diversement colorées, prises dans l'intestin de la *Doris*. Fixation au sublimé acétique. C'est au point de vue de l'analyse du plateau que nous reproduisons ces types de cellules.

a). Coloration à l'hématoxyline ferrique, ou à la safranine, ou au violet de gentiane. Aucun colorant plasmatique. La surface propre de la cellule est indiquée par le plan où se trouvent les belles granulations basilaires.

Au-dessus, avant de devenir libres, les cils traversent une région hyaline que limite une ligne délicate. Par comparaison avec ce qui se passe chez les cellules, non ciliées, sur lesquelles on rencontre une couche de bâtonnets de ce genre (comparaison déjà faite par Frenzel), les cils, dans l'intérieur de cette zone hyaline, représentent une bordure en brosse. La ligne délicate qui termine cette zone nous avertit que les bâtonnets de la bordure en brosse sont plongés dans quelque gangue spéciale.

b). Pour nous en assurer, il suffit de faire succéder à l'emploi de l'hématoxyline ferrique un colorant moins électif, comme le *Lichtgrün*. Ce réactif va nous révéler, entre les bâtonnets de la brosse, la présence d'une substance colorable.

c). Colorons maintenant, non plus à l'hématoxyline ferrique, mais à l'hématoxyline d'Ehrlich. Les granulations basilaires ne se montrent pas. La gangue disposée entre les bâtonnets de la brosse

se teinte comme en *b*. En plus, nous apercevons, au sommet des bâtonnets de la brosse, des granulations, que Frenzel a décélées dans certains cas. Ces granulations ont, ici, des propriétés histochimiques différentes de celles des granulations basilaires. Les seules granulations qui, dans le cas présent, répondent aux conditions qu'on doit exiger d'un organite, avant de songer à le baptiser du nom de centrosome, sont les granulations inférieures [1].

Fig. 24. — *Æolis papillosa*. Cellule prise sur l'épiderme des tentacules dorsaux. Fixation à l'acide osmique à 1 % pendant 1', suivi de sublimé acétique pendant 10'.

Nous voyons ici un exemple bien net d'une cuticule, perforée par les cils. D'une part, il est visible que la cuticule a une existence propre. De l'autre, il ne peut s'agir d'une bordure en brosse dont les bâtonnets seraient noyés dans une gangue, car les bâtonnets d'une bordure en brosse sont toujours très serrés et équidistants.

On ne doutera pas que les cils vibratiles ne soient ici dépourvus de racines ciliaires. Lorsque le cytoplasma est dense et qu'on n'y voit pas de racines, on doit toujours suspecter, soit la fidélité de l'agent de fixation, soit la sensibilité du réactif colorant. Ici au contraire, le protoplasma possède une structure alvéolaire des plus évidentes. Les cils sont, les uns en continuité avec les parois des alvéoles, les autres implantés sur le plafond de celles-ci. Ce plafond constitue la couche limitante du cytoplasma.

Les cils sont implantés sur des granulations basilaires. Il n'y a peut-être pas lieu de distinguer bien nettement ces granulations, des épaississements que l'on rencontre, aux points où se croisent les parois des alvéoles.

Fig. 25. — Larve véligère d'*Aplysia depilans*. Fragment du voile. Croquis exécuté sur le vivant. Nous reviendrons ailleurs sur les réflexions qu'imposent les mouvements dont les cirrhes du voile sont capables. Ce croquis est simplement destiné à présenter une

[1] Ailleurs, nous verrons que, en haut comme en bas, les granulations seront sidérophiles ; parfois encore, ce seront les seules granulations supérieures qui présenteront ce caractère, auquel on voudrait accorder une si grande importance. Il en résulte qu'on ne pourra pas dire : il se développe un centrosome au pied d'un bâtonnet ou d'un cil. Il faudra dire : une granulation, qui se trouvait installée au pied de ce bâtonnet ou de ce cil, ou encore au sommet du bâtonnet, se montre tout à coup pourvue des caractères, auxquels on croit pouvoir reconnaître les centrosomes. Ce serait une granulation pr existante qui deviendrait un centrosome, et tantôt ce serait la granulation d'en bas, tantôt celle d'en haut, tantôt toutes les deux à la fois. Il est trop visible qu'on nous lance ici dans l'arbitraire.

cuticule incontestable, qui se montre homogène et hyaline dans les régions privées de cils et qui, bien entendu, dans les régions ciliées, devient une cuticule perforée. On voit comment elle va en s'amincissant sur la base conique des deux cirrhes compris dans le plan de la coupe optique.

PLANCHE XXII

Mollusques. Tuniciers (Tube digestif).

La figure 1 se rapporte encore à la branchie des Acéphales. Toutes les autres ont trait au tube digestif des Tuniciers.

Fig. 1. — *Unio pictorum.* Fragments de l'épithélium des chambres qui sont réservées entre les deux feuillets de chaque branchie. Fixation au sublimé acétique. Les cellules de ces chambres, qu'elles soient ciliées ou non, présentent fort souvent, dans leur cytoplasma, des granulations chromatiques qui provoquent une description spéciale.

a). Dans beaucoup de cellules, nous trouvons des diplosomes typiques. Aucun de ceux que représentent Zimmermann ou Heidenhain ne sont mieux caractérisés comme centrosomes. Cependant regardons y de plus près : plusieurs cellules possèdent deux ou trois de ces microcentres. D'autre part, considérons la première cellule de la couche superficielle, où la dernière cellule de la couche profonde. Les granulations qui leur sont échues en partage s'écartent considérablement du type normal des centrosomes.

Qu'on examine l'avant dernier noyau de la couche superficielle : à son intérieur, en haut et à droite, on verra également deux grains de chromatine disposés en un diplosome fort satisfaisant.

b). Ce groupe de cellules, dessiné, comme tous les autres, sans aucune schématisation, prête à d'autres réflexions. Nous voyons ici des noyaux qui bourgeonnent. non seulement, semble-t-il, en vue de réaliser des divisions directes, mais encore pour expulser dans le cytoplasma des granulations sidérophiles. Examinons d'abord le premier noyau de la couche profonde, puis le dernier de la couche superficielle, puis le quatrième de cette même couche : il semble que nous assistions à l'expulsion même de ces granulations. Le quatrième noyau de la couche superficielle est relié à son voisin d'en

dessous par un pont cytoplasmique spécial, paraissant en rapport avec une division directe antérieure.

Aucune des granulations intracytoplasmiques que présentent les cellules de ce groupe ne mériterait vraiment d'être considérée comme un centrosome.

Les cils vibratiles sont pourvus de très minimes granulations basilaires, fort peu chromatiques.

c). Noyau en voie de bourgeonnement, et semblant se préparer à se diviser par amitose. Pas de granulations dans le cytoplasma.

d). Mêmes remarques que pour *c*.

e). Faible bourgeonnement du noyau. Dans le cytoplasma, des granulations qui n'ont guère l'aspect d'un microcentre.

f). Cellule à deux noyaux. Le noyau supérieur est sur le point d'expulser un beau globule sidérophile. Pas de granulations dans le cytoplasma.

g). Dans ce groupe de cellules, nous trouvons une série de noyaux en voie de bourgeonnement ou de division directe. En outre le cytoplasma contient une riche collection de granulations sidérophiles. Tantôt on trouve des granulations isolées, tantôt des diplosomes, tantôt des concrétions irrégulières, et ces diverses formations sont en nombre variable. Quelquefois aussi on ne trouve rien du tout.

Deux des noyaux de la couche profonde expulsent par en bas des corpuscules sidérophiles.

h). Un globule nucléolaire en voie d'expulsion. Un globule dans le cytoplasma.

i). Deux granules dans le sein du cytoplasma. Un corpuscule encore attenant à la membrane nucléaire.

j). Amas de globules dont l'inférieur est encore contigu au noyau.

k). Cellules, où les noyaux ne sont pas en train d'expulser des granulations, mais dont le cytoplasma contient des corps sidérophiles tout pareils à ceux que, ailleurs, les noyaux avaient visiblement évacués.

l). Cellule contenant deux noyaux. Le noyau supérieur a dégénéré. Auparavant, il paraît avoir expulsé deux corps sidérophiles.

m). La cellule de gauche contient deux noyaux. Le noyau inférieur est sur le point d'expulser un corps sidérophile. Dans le voisinage immédiat du noyau supérieur se voit un diplosome typique.

Dans la cellule de droite, les concrétions sidérophiles, placées tant en dessus qu'en dessous du noyau, paraissent les unes comme les autres d'origine nucléaire.

n). Le cytoplasma contient jusqu'à quatre globules minuscules, dont on s'accorderait fort bien pour en faire autant de centrosomes. Comparons cette cellule à l'avant-dernière cellule de la couche superficielle, dans le dessin *a*.

Que conclure de cet examen? Tout d'abord, qu'aucune des granulations figurées ici ne mérite, de préférence aux autres, le nom de centrosome. Les plus régulières d'entre elles ressemblent, à s'y méprendre, aux corpuscules centraux des auteurs; mais tout une série d'autres ne peuvent pas se prêter à une pareille interprétation. Or, si on voulait faire un choix scientifique, par quels principes se laisserait-on guider? C'est pourquoi l'examen de ces dessins jette un discrédit réel sur toutes ces formations qu'on nous présente comme des centrosomes, en se fondant uniquement sur ce qu'on découvre, dans une sphère claire, un globule sidérophile.

Cela posé, quelle est la nature des corpuscules de ce genre, qu'on rencontre si souvent dans les épithéliums? Peut-être ces formations ont-elles des origines diverses. Nous voyons ici qu'elles peuvent provenir du noyau. En effet, il n'y a aucune distinction tranchée à établir entre les concrétions sidérophiles volumineuses, qui émanent évidemment du noyau, et les globules plus petits dont nous ne connaissons pas aussi sûrement l'origine. On voit d'ailleurs que des amas considérables peuvent se résoudre en fines gouttelettes.

Mais toutes ces concrétions sidérophiles n'ont évidemment rien de centrosomatique ; quand donc on rencontre des diplosomes ou autres granules, logés tout près du noyau, voire même dans une encoche de celui-ci, et que, pour cette seule raison, on dit : voilà des centrosomes, on marche, en réalité, à l'aventure. Sans même parler des produits de sécrétion, d'origine nucléaire, que divers auteurs ont étudiés, on voit que, dans des cellules qui ne paraissent pas jouer un rôle glandulaire, les noyaux peuvent expulser des quantités considérables de chromatine[1].

[1] On sait que la tendance récente est de considérer le centrosome, soit comme un organe cytoplasmique permanent, soit comme une formation apparaissant secondairement aux pôles du fuseau. Cependant Bolles Lee a, récemment encore, soutenu que le centrosome emanait du noyau. Il estime que le noyau, un peu avant que la mitose ne commence, expulse des grains sidérophiles, et considère qu'un de ces grains

A présent que nous avons dit ce que ne sont pas les globules sidérophiles, visibles dans nos figures, il serait bon de dire ce qu'ils sont, quel rôle ils jouent; mais nous n'avons pas encore effectué, sur ce point, des recherches, qui seraient sorties, d'ailleurs, du cadre de ce mémoire.

Les figures 2 à 7 sont consacrées au foie de l'*Anurella*, le molgulide si magistralement décrit par M. de Lacaze-Duthiers[1]. Les cellules de cet animal se prêtent, mieux que celles de la *Phallusia* ou de la *Ciona*, à l'étude des processus sécrétoires ou des structures pariétales. Les figures 8 à 14 se rapportent à d'autres portions du tube digestif de ce même animal.

Fig. 2. — Fragment de l'épithélium hépatique d'*Anurella*. Fixation au liquide de Zenker. Ce fragment contient une série de cellules glandulaires, parvenues à divers degrés de maturité. La première cellule à gauche, ainsi que le groupe qui occupe le centre du dessin, ne contiennent encore que des globules de dimensions réduites, entièrement colorables par l'hématoxyline ferrique. Vers la droite, nous voyons trois cellules, dans lesquelles ces globules sont, en tout ou en partie, remplacés par des boules plus volumineuses. Ces sphères sont loin d'être homogènes. On retrouve, dans la plupart, comme le vestige des globules primaires. Nous ne formulerons aucune hypothèse détaillée, sur la façon dont les globules primaires se tranforment dans les boules définitives ; cependant il semble que les globules primaires, réunis au nombre de deux à trois, se trouvent ensuite faire partie d'une masse plus volumineuse, différenciée secondairement autour d'eux. Quoi qu'il en soit, la boule

est capable de devenir un centrosome, tandis que les autres restent inemployés et dégénerent. L'examen de nos dessins donnera à penser que Bolles Lee a assisté à des sécrétions nucléaires analogues à celles que nous représentons. Mais la transformation d'un des globules, vus par Bolles Lee, en centrosome fonctionnel, paraîtra tout à fait hypothétique. En effet, si un centrosome se constitue secondairement au pôle d'un fuseau, en vertu des actions qui s'y exercent, ce centrosome ressemblera beaucoup à l'un des globules sidérophiles qui seront épars, en ce moment, dans le cytoplasma. Cependant rien ne prouvera qu'il resulte d'une adaptation de l'un quelconque d'entre eux à un rôle pour lequel, en tous cas, les granulations que nous représentons, nous-mêmes, ne sont certainement pas faites (*Cf.* précisément, notre p. XXV, fig. 9).

Bolles-Lee (**1899**). — Les sphères attractives et le Nebenkern des Pulmonés. (*Cellule*, XVI, 49-60.)

Cf. aussi : Henry (**1898**). — Phénomènes de bourgeonnement nucléaire dégénératif dans l'ostéosarcome. (*Bibl. anat.* VI, 85-91, 3 figures.)

[1] Lacaze-Duthiers (**1874**). - Les Ascidies simples des côtes de France. (*Arch. Zool. exp.*, III, 119-174 ; 257-330, 6 pl.)

de sécrétion définitive s'isole au sein d'une vacuole. Les diverses figures relatives au foie de l'*Anurella* montreront les caractères que revêtent ces vacuoles, selon que le cytoplasma, non transformé en boules, a plus ou moins dégénéré. Cette dégénérescence est consécutive à la production des boules, Quant elle se continue dans la cellule jusqu'à la base même, l'élément est destiné à être énucléé.

Peut-être devrions-nous considérer, comme parfaitement fixées, les seules cellules dont le cytoplasma épuisé se révèle tout ponctué de granulations semi-chromatiques. Le dessin *b* nous donne un exemple excellent d'une transformation du cytoplasma en une substance ponctuée. Comme on le voit dans le groupe *a*, les cellules non mûres ont un protoplasma dense et très chromatique ; tandis que les cellules mûres sont toujours beaucoup plus pâles. Ces dernières se gonflent par l'apport d'un liquide qui remplit les vides laissés autour des boules de sécrétion, en même temps qu'il distend les mailles du réticulum cytoplasmique.

Les noyaux sont très sombres dans les cellules jeunes, ou, en tous cas, non chargées de produits de sécrétion. Ils sont beaucoup plus clairs dans les cellules tout à fait mûres ; certainement ils s'épuisent alors et dégénèrent. Tantôt ils paraissent se vider de leur chromatine, tantôt celle-ci s'accumule en concrétions. Cependant il est difficile de dégager exactement la loi de l'évolution du noyau dans la cellule hépatique des Tuniciers ; car, à un stade défini de l'évolution cytoplasmique, ne correspond pas toujours un stade défini de l'évolution du noyau. On pourrait dire que l'évolution des noyaux reste fréquemment en retard, par rapport à celle du cytoplasma. Nous serions, par suite, porté à leur refuser un rôle direct dans cette sécrétion, et à conclure simplement que la cellule mûre étant ici, le plus souvent, destinée à mourir, la dégénérescence nucléaire est simplement une conséquence fatale de la mort de l'élément.

Evidemment, les choses se passent ici tout autrement, au point de vue du rôle du noyau, que dans l'intestin du Ver-à-soie. (*Cf.* pl. XVII). Cette constation se réduit à fort peu de chose, mais nous ne sommes pas en mesure d'en dire plus long.

Nous verrons, dans les figures suivantes, que, très souvent, on peut affirmer que la cellule est expulsée, qu'on peut même la fixer dans sa chute. Mais disparaît-elle toujours en entier et sans laisser de postérité ? Au premier coup d'œil, il semblerait qu'il ne se pro-

duise aucune rénovation épithéliale dans le foie d'*Anurella*. Cet animal étant annuel, on pourrait admettre que son organe digestif volumineux s'épuise peu à peu jusqu'à la mort de l'individu. Après une étude suffisamment prolongée, j'ai cependant découvert certains indices d'un remplacement cellulaire, paraissant fort peu actif.

A la base des cellules, on rencontre parfois de très petits noyaux. Dans le dessin *a*, les cellules 2 et 3 ont chacune deux noyaux. Le vieux noyau s'est élevé quelque peu dans le cytoplasma. Plus bas on aperçoit un noyau très exigu, pourvu de deux ou trois grains de chromatine : en dehors de ces grains, il ne renferme qu'un suc clair. La cellule 5 présente les mêmes caractères. Mais les deux noyaux sont tout à fait accolés. On pourrait admettre que le petit noyau inférieur dérive de son voisin par division directe. Le petit noyau a sa chromatine organisée en un cordon recourbé en anse.

Y a-t-il quelque assimilation à faire entre un noyau et les grains chromatiques, logés à même le protoplasma, que nous apercevons sous le noyau adulte, dans la cellule 4 ? Nous verrons des cas plus nets dans la figure suivante.

Fig. 3. — Autre fragment d'épithélium pris dans le même organe. La maturation des cellules est ici extrêmement avancée. On remarque, un peu à droite du milieu de la figure, une cellule basse qui a mûri sans atteindre la surface de l'épithélium. La place qui lui était destinée se trouve occupée par une cellule située en arrière. De pareilles images sont exceptionnelles dans cet organe dont l'épithélium n'est pas stratifié. Dans la cellule qui vient se loger au-dessus de la cellule basse, les boules de sécrétion sont tout à fait alignées. Les trois inférieures sont contenues dans le sein d'un cytoplasma qui est encore très sombre et qui s'est comme condensé autour des vacuoles.

A gauche de la figure, nous assistons à l'expulsion de trois cellules mûres, qui ont perdu leurs connexions avec la basale. Soulevées par la pression qu'exercent leurs voisines, elles s'effilent par le bas en même temps qu'elles se gonflent par le haut. Elles vont, soit éclater sur place, soit plutôt tomber dans l'intestin et achever de s'y détruire, en mettant en liberté les boules de sécrétion qu'elles ont fabriquées.

Passons à l'examen des phénomènes qui témoignent d'une régénération nucléaire.

Entre la deuxième et la troisième cellule de la couche profonde se voit une très petite cellule, munie d'un noyau assez pareil à ceux des cellules 2 et 3 de la figure 2. Grandira-t-elle pour remplacer quelqu'une des cellules expulsées ? C'est difficile à dire, puisque les stades intermédiaires font assez généralement défaut. On se rappelle que, chez la larve de Chironome, dans la section II du ventricule chylifique, nous avions rencontré des cellules qui s'accroissaient pour prendre leur place dans l'épithélium. En revanche, dans la section I du même ventricule chylifique, les très petites cellules, qui se voyaient assez fréquemment à la base de l'épithélium mamelonné, étaient des cellules avortées. Ici donc, il se pourrait qu'il en fût de même. Voir cependant, ci-dessous, la figure 4.

C'est dans le corps même des cellules cylindriques, et non entre les pieds de ces cellules, que nous rencontrons ici des agglomérations de grains chromatiques qui, peut-être, correspondent à la formation de noyaux de remplacement. La première et la dernière cellule possèdent des noyaux, dont la chromatine est disposée en grains minuscules et uniformément répartis. Or, dans l'avant-dernière cellule à droite, ainsi que dans celle qui la précède, nous retrouvons des grains chromatiques anologues. On les voit à même le cytoplasma, dépourvus de membrane commune. S'agit-il ici de noyaux saisis dans quelque phase de leur évolution ? Il serait peut-être téméraire de l'affirmer. Peut-être sont-ce là des noyaux coupés presque tangentiellement.

Fig. 4. — Nous trouvons, dans cette figure, deux sortes de cellules très différentes. D'abord des cellules mûres, analogues à celles que nous connaissons déjà. Puis tout un groupe d'éléments qui ne ressemblent pas absolument aux cellules cylindriques jeunes, telles que les cellules sombres de la figure 2, *a*. Ces dernières, toutes d'égale hauteur et pourvues d'une paroi supérieure plane, ne contenaient qu'un petit nombre de globules primaires. Elles appartenaient à des régions de l'organe qui, depuis que le foie s'est constitué, n'avaient pas encore sécrété. Tout au contraire, les cellules de la figure 4 ont des hauteurs très inégales, des sommets arrondis. Visiblement elles remplacent des éléments dont la carrière était achevée. Ce n'est pas le fait lui-même qui est surprenant, mais, ce qui m'étonne, c'est que, sur une longue série de coupes, cet exemple de régénération cellulaire soit le seul que j'aie rencontré.

Si l'on combine ce dernier exemple avec ce que nous avons dit à propos des noyaux de remplacement, on estimera qu'on ne peut pas nier le fait de la régénération épithéliale dans le foie d'*Anurella*; mais aussi on conclura que la régénération s'effectue ici dans de très faibles proportions.

Dans cette même figure 4, les cellules de la couche supérieure paraissent être des éléments en train de tomber, et appartenant à une région située en arrière du plan de la figure.

Dans la lumière de la glande, en face de la figure 4, nous voyons des débris d'épithélium, constituant les résidus des cellules expulsées.

Fig. 5. — Exemples de cellules sur le point d'être énucléées. La cellule *b* est dessinée à part. La cellule *c* paraît devoir s'étrangler de manière à expulser sa portion supérieure, chargé de boules de sécrétion, avant de tomber en entier. Dans la figure *a*, nous voyons la cellule médiane, parmi celles qui ne sont pas encore mûres, former une seule grosse boule de sécrétion.

Fig. 6. — Autre exemple de cellules qui, peut-être, seront décapitées avant de se trouver expulsées totalement. La cellule mûre qui est à droite contient deux noyaux qui, l'un et l'autre, ont dégénéré.

Fig. 7. — Cellules hépatiques munies d'une bordure en brosse. La présence de cette bordure est loin de constituer la règle dans le foie d'*Anurella*. Nous avons rencontré des régions étendues, qui étaient composées de cellules jeunes parfaitement fixées et sur lesquelles ne régnait aucune bordure en brosse. La figure 2 est caractéristique à cet égard.

Dans les figures 8 à 14, nous allons passer en revue les structures pariétales des cellules de l'œsophage et de la surface de l'estomac, chez la même *Anurella*. Les tissus sont fixés au liquide de Zenker et les coupes colorées par l'hématoxyline ferrique, avec ou sans rubine.

Fig. 8. — Fragment d'épithélium pris sur les lèvres œsophagiennes. La coupe est fortement colorée et assez peu différenciée par l'alun de fer. Néanmoins les cils vibratiles sont entièrement privés de granulations basilaires. On distingue entre les cellules, à la surface de l'épithélium, le ciment interstitiel en noir intense.

Fig. 9. — Epithélium pris dans la gouttière qui, s'enfonçant dans l'œsophage, y continue la gouttière pharyngienne inférieure.

Ce sont là encore des cellules vibratiles privées de granulations basilaires. Les limites des cellules sont fortement sidérophiles surtout vers le haut et vers le bas. Sur les coupes, ces parois latérales se présentent plus ou moins obliquement ou même de face. Ainsi s'expliquent les bandes sombres qui donnent à cet épithélium un aspect si singulier. Le ciment superficiel est également très développé. On peut admettre que la substance sidérophile qui empâte les parois latérales est de la même nature que ce ciment.

Fig. 10. — Epithélium de l'œsophage, chez *Anurella*. On y voit des granulations cytoplasmiques, dont quelques-unes passeraient facilement pour des centrosomes, si l'on oubliait leur contingence. A la surface de la cellule se trouve un plateau très dense, à propos duquel on pourrait tout aussi bien prononcer le mot de cuticule perforée. Est-ce une cuticule, est-ce une bordure en brosse ? Les mots importent peu. C'est une couche pariétale protectrice au travers de laquelle les cils se mettent en rapport avec le cytoplasma.

On voit que le ciment intercellulaire occupe toute l'épaisseur du plateau. Vers le haut et vers le bas, il se renfle en deux cordons plus marqués.

Fig. 11. — Autre exemple pris dans le même épithélium. Sur des régions assez étendues, nous trouvons, de la sorte, le plateau rétracté vers le centre de la paroi cellulaire libre. En se retirant ainsi, sans doute par l'effet du réactif fixateur, le plateau a rompu la soudure que constituait le ciment intercellulaire. Cela nous rappelle que, selon l'école de Carnoy, est un plateau, et non pas une cuticule, toute formation protectrice qui intéresse un élément particulier. La cuticule, au contraire, intéresse l'ensemble de l'épithélium. Donc, dans cette figure, le plateau nous indique, de lui-même, qu'il est effectivement nécessaire d'en rapporter la confection à une cellule déterminée. Ce n'est pas un couvercle général.

Fig. 12. — Fragment de la figure 11, dessiné à un grossissement double (environ 2200). Nous éprouvons, en examinant cet épithélium, le besoin de nous rendre compte de la façon dont y sont disposées les granulations basilaires des cils. Sur toutes les cellules, nous trouvons ces granulations nettement visibles à la surface du plateau, à l'extrémité supérieure des bâtonnets de la bordure en brosse engluée. Sur un certain nombre de cellules, nous rencontrons, en outre, des granulations à la base des bâtonnets. Lesquelles de ces granulations les

partisans de la théorie centrosomatique vont-ils choisir, pour en faire des centrosomes ? Quant à nous, reportons-nous à ce que nous avons dit planche XXI, figure 23, et, sans nul doute, nous n'en choisirons aucune. Celles qui sont en haut tiennent la place des granulations non centrosomatiques de cette figure 23 ; celles qui sont en bas correspondent aux soi-disant centrosomes : on voit combien elles sont inconstantes. Mettra-t-on, pour une fois, les centrosomes en haut de la brosse : que signifieront alors les granulations inférieures, quand elles apparaîtront ? Voudra-t-on donner, à la plus privilégiée des sœurs jumelles, un rôle moteur ? Alors, où l'autre trouvera-t-elle sa raison d'être ? Dira-t-on que l'une et l'autre correspondent aux deux granules des diplosomes épithéliaux : mais ce caractère géminé des diplosomes n'a rien de fatidique. On sait combien varie le nombre des granules dans les microcentres de Heidenhain. Ceux qui s'appuient sur ce motif, pour confondre, avec des corpuscules centraux, les diplosomes épithéliaux, pensent à la centrodesmose qu'éprouvent les centrosomes réels en vue des mitoses. Ce serait alourdir encore, d'une complication bien singulière, l'hypothèse centrosomatique des granulations basilaires, que de placer une centrodesmose au pied des cils vibratiles. Mais où cette centrodesmose apparaîtrait-elle ? Uniquement dans le cas où il existerait un plateau, muni d'une face superficielle et d'une face profonde : encore n'y serait-elle pas constamment réalisée. Au contraire, partout où le plateau ferait défaut, les cils auraient à se contenter d'un centrosome unique !

Pour ce qui concerne l'inconstance des granulations inférieures, on sera peut-être tenté de soupçonner nos réactifs d'infidélité : j'estime qu'il n'y a pas lieu de le faire. Les cellules où les granulations inférieures manquent sont aussi bien fixées que les autres et colorées avec autant d'intensité. Il serait plus simple d'attribuer ces variations au caractère contingent d'une formation qui, dans d'autres cas, peut faire défaut radicalement.

Fig. 13. — Fragment pris dans l'œsophage du même individu et sur la même série de coupes. Il se rencontre ainsi des régions assez étendues qui se révèlent comme privées de plateaux différenciés. Les cellules subissent ici une dégénérescence muqueuse, qui prend naissance dans leur région superficielle et qui peut s'étendre très profondément dans le sein du cytoplasma. (Nous rencontrerons quelque chose d'analogue, planche XXIV, à propos de l'épithélium des

Amphibiens larvaires). Le mucus détermine la formation d'une zone hyaline que l'hématoxyline ferrique ne colore plus. En revanche, la rubine s'y fixe avec énergie[1].

On voit que, dans le cas actuel, il n'y a pas de granulations basilaires.

Fig. 14. — Cellule des régions non hépatiques de l'estomac d'*Anurella*. M. de Lacaze-Duthiers a parfaitement expliqué que l'estomac de cet animal doit être considéré comme formé de sillons et de brides qui séparent les sillons. Les sillons se sont développés en d'énormes cul-de-sac glandulaires, que nous avons étudiés dans les figures 2 à 7. Les brides portent des cellules, pour la plupart vibratiles. Les noyaux, au lieu d'occuper la base des cellules comme c'est habituellement le cas, même dans les cellules jeunes de la zone hépatique, sont placés ici dans la portion centrale. Les cils sont implantés sur des granulations parfaitement nettes. Il n'est pas inutile d'ajouter que ces cellules à granulations basilaires ont été observées non seulement sur la même plaque, mais encore sur la même coupe, que les cellules sans granulations des figures 8, 9, 13, ou que les cellules à plateaux des figures 10 et 11.

Les figures 15 à 18 se rapportent au tube digestif de *Ciona intestinalis*. Le traitement des tissus était le même que pour *Anurella*[2].

[1] *Cf.*, le mémoire de Roule sur le genre *Ciona*. Cet auteur a très souvent rencontré, sur ses préparations, les zones muqueuses dont nous parlons ; mais il a méconnu leur véritable caractere. Il a cru qu'il s'agissait ici de petites cellules muqueuses indépendantes, lesquelles auraient été, tantôt superposées à un épithélium cylindrique, tantôt intimement mélangées avec les cellules de ce dernier. (Voir la note suivante.)

[2] Pour les dispositions anatomiques et histologiques, réalisées dans le tube digestif de *Ciona*, je renvoie à :

Roule L. (**1884**). — Recherches sur les Ascidies simples des côtes de Provence. Phallusiadées. (*Thèse*, Paris, 248 p., 13 pl.)

Roule décrit, dans l'œsophage de *Ciona*, des prolongements de la crête dorsale et de la gouttière inférieure de la branchie. Selon lui, la crête dorsale se continue sous la forme d'une gouttière que porte des cils plus longs que ceux du reste de l'œsophage, au lieu que la gouttière inférieure se fait remarquer par ses cellules muqueuses non ciliées.

Dans l'estomac, les gouttières lui semblent moins nettement définies et il n'observe pas de cils. Il estime que les cellules muqueuses y sont intimement mélangées avec les cellules hépatiques, ces dernières dominant dans les sillons.

Pour ma part, cherchant simplement à définir le caractère des cellules hépatiques ou vibratiles, je ne me suis pas occupé des particularités histologiques. Cependant, je dois dire que les coupes transversales, que j'ai effectuées dans l'estomac, ne concordent pas avec les descriptions de Roule. J'ai sectionné, par le travers, toute la série des plissements qu'on remarque si nettement sur l'organe fendu et étalé. Au fond d'une gouttière assez marquée, j'ai observé les cils de la figure 16. De part et d'autre, j'ai rencontré des zones muqueuses non ciliées (fig. 17 et 18). En dehors de ces zones, les sillons, tout comme les crêtes, étaient tapissés d'un épithélium hépatique. *Cf.*, ce qui a lieu chez *Phallusia*.

Fig. 15. — Tissu hépatique de l'estomac chez *Ciona intestinalis*. Je n'ai pas vu d'expulsion de cellules comme chez *Anurella*, et la dernière cellule de ma figure paraît évacuer une boule de sécrétion, sans se détruire elle-même en entier pour le moment. D'autre part, à la base de cette cellule, on voit grandir deux cellules de remplacement. Mes coupes m'ayant montré de longues régions, dont les cellules sont toutes pareilles aux cellules non ouvertes de la figure 15, je ne peux insister beaucoup sur le mode d'expulsion des produits de sécrétion. Il est probable que la cellule expulse peu à peu les boules les plus proches de la surface et finit par mourir de vieillesse. Les boules de sécrétion contiennent dans leur masse, d'une façon plus nette que chez *Anurella*, des globules énergiquement sidérophiles.

Fig. 16. — Région ciliée de l'estomac. Cellules ayant subi dans leur zone superficielle un début de dégénérescence muqueuse. Pas de granulations basilaires. Ciment interstitiel bien coloré.

Fig. 17. — Région muqueuse de l'estomac. La dégénérescence a atteint les portions centrales des cellules.

Fig. 18. — Autre exemple de dégénérescence muqueuse, pris dans l'estomac. Les cellules, plus hautes, ne sont transformées que dans leur zone superficielle. Cette zone muqueuse est nettement délimitée. Il n'y a pas trace de stratification de l'épithélium, ni d'une distinction des cellules en cellules cylindriques et cellules muqueuses.

Les coupes, que j'ai pratiquées dans l'intestin, m'on trévélé des épithéliums tout pareils à celui que je représente dans cette figure 18.

Les figures suivantes se rapportent au tube digestif de *Phallusia sanguinolenta*. L'œsophage est très court. L'estomac est une poche considérable, en forme de cornemuse à convexité inférieure. Cette poche est fortement aplatie latéralement dans le plan sagittal. Les deux faces latérales sont entièrement tapissées par des cellules hépatiques. Le long de la grande courbure court un sillon cilié. A droite et à gauche on trouve des régions non ciliées, faiblement glandulaires. Les cellules hépatiques se poursuivent fort loin dans l'intestin.

Fig. 19. — Région hépatique de l'estomac. Fixation au liquide de Flemming, coloration au bleu de toluidine. Les boules de sécrétion de la Phallusie sont plus homogènes que celles des deux types précédents. Elles sont aussi plus nombreuses et il en subsiste de plus petites. La cellule de droite contient, dans sa zone superficielle, une grande

quantité de globules minuscules. L'épithélium est quelquefois stratifié. Il existe une bordure en brosse dans la région hépatique. Le liquide de Flemming la fixe assez mal et, d'ailleurs, produit des vésicules d'altération. C'est ainsi que la seconde cellule porte un de ces vésicules sarcodiques et a perdu sa bordure en brosse. D'une façon aussi nette que lorsqu'il s'agissait du Ver-à-soie, nous pouvons dire que la production de ces vésicules est ici tout à fait indépendante de celle des véritables produits de sécrétion. (*Cf.*, planche III, figure 1).

Pas plus que l'hématoxyline ferrique, le bleu de toluidine ne révèle d'ergastoplasma dans le foie des Tuniciers. J'ai fait aussi l'essai de ce réactif chez *Anurella*, mais inutilement.

Fig. 20. — Epithélium hépatique d'un autre individu du même type (*Phallusia*). Fixation au liquide de Zenker, coloration à l'hématoxyline ferrique. Comme dans la figure 19, on trouve, dans les cellules, tantôt des boules de sécrétion assez volumineuses, tantôt de fins globules. La bordure en brosse est beaucoup mieux conservée qu'avec le liquide de Flemming. Il se produit aussi quelques vésicules de sécrétion. Il est, plus encore que chez *Ciona*, très probable que la sécrétion est principalement mérocrine. D'ailleurs, rien n'empêche les produits de sécrétion, même fixés dans la cellule sous forme de sphérules assez volumineuses, d'être ensuite émis à l'extérieur par simple filtration.

Fig. 21. — *a*, cellules prises dans l'axe de la gouttière ciliée ; *b*, cellules de la même gouttière, prises près du bord de celle-ci ; *c*, cellules de la zone intermédiaire entre la gouttière ciliée et les faces hépatiques. Même traitement que pour la figure 20.

En *a* et *b*, nous trouvons quelques globules chromatiques dans le sein du cytoplasma. En *c*, ils sont plus analogues aux produits des cellules franchement hépatiques. Les cellules extrêmes de la figure *a* contiennent des diplosomes qui représenteraient des corpuscules centraux, si, toutefois, ils étaient plus constants. Les deux cellules moyennes contiennent deux ou trois globules isolés. Chacun d'eux, aux yeux d'un partisan de la théorie centrosomatique, devrait passer, respectivement, pour un centrosome, tout comme aussi le globule isolé visible dans la cellule de droite. En d'autres termes, nous ne possédons aucun criterium qui nous permette, en face des corpuscules sidérophiles disséminés dans le cytoplasme, de dire des uns qu'ils sont centrosomes et des autres qu'ils n'en sont pas.

Au point de vue des granulations basilaires des cils, ni les cellules *a*, ni les cellules *b* ne se conforment aux exigences de la théorie. Ces deux groupes de cellules ont été dessinés sur la même coupe. Au centre du sillon cilié, la bande chromatique était épaisse, comme on le voit en *a* ; sur les bords, elle allait en s'atténuant. Cette bande sidérophile est en rapport avec un état chimique particulier ; mais il serait étrange de lui donner soit une origine centrosomatique, soit un rôle moteur. D'ailleurs, les cellules *b*, prises tout au bord du sillon, ne présentent plus aucune espèce de différenciation sidérophile au pied des cils. On ne doutera pas que la coloration de ces cellules ne fût tout aussi satisfaisante que celle de leurs voisines du centre du sillon. Il n'y a d'ailleurs qu'à observer combien le ciment interstitiel est fortement marqué, et la base des cellules colorée avec intensité.

Fig. 22. — Cellules œsophagiennes de la Phallusie. Fixation au sublimé acétique. Au point de vue de la zone pariétale, différenciée en plateau, nous ne pourrions que répéter ce que nous avons dit pour *Anurella*. En dessous du plateau, nous trouvons une région imprégnée de mucus. Dans l'épaisseur de l'épithélium se voit un globule sanguin en voie de dégénérescence. (*Cf.* la planche XXIII.)

Fig. 23. — Cellules œsophagiennes d'un autre individu de Phallusie. Fixation au liquide de Zenker. La dégénérescence muqueuse est considérable. La portion supérieure des cellules étant très gonflée, la surface de l'épithélium se trouve toute plissée et déformée. Le plateau a subi lui-même une dégénérescence partielle dont le dessin rend compte exactement. Quelques cils sont tombés et les bâtonnets du plateau ont presque tous disparu.

PLANCHE XXIII

Tuniciers (Pharynx).

Fig. 1. — Fente branchiale d'*Anurella roscovita*. Fixation au liquide de Zenker. Les longs cils de la fente branchiale sont portés, à la suite les uns des autres, sur un bourrelet analogue au bourrelet basal des membranelles, tel qu'on le met en évidence chez les Infusoires ou chez les Acéphales (*Cf.* pl. XVIII, fig. 14 et 16 ; ou pl. XXI, fig. 20). Mais au point de vue où se place la théorie centrosomatique des granulations basilaires, il y a une distinction absolue à

faire entre ces divers bourrelets. Chez les Infusoires ou les Acéphales, quand ce bourrelet ne constitue pas un cordon chromatique parfaitement délimité, il contient, du moins, un pareil cordon à son intérieur. On peut alors considérer le cordon comme résultant de l'accolement des granulations basilaires typiques. Ici, au contraire, il est impossible de retrouver l'homologue des dites granulations.

Il suffit d'examiner la condition de ce bourrelet sur une coupe transversale. On s'aperçoit que le cil est à cheval sur une crête à section triangulaire[1]. Cette crête est recouverte d'un ectoplasma sidérophile, qui a l'aspect d'une pellicule, et avec lequel le cil se continue par sa base conique progressivement étalée. Le cil est le résultat d'un étirement de la région cellulaire superficielle. Le cil et l'ectoplasma sont aussi chromatiques l'un que l'autre, et la teinte fonce à mesure que l'épaisseur de la substance colorable s'accroit : autrement dit, à partir de l'insertion du cil, la chromaticite diminue insensiblement d'une part du côté du cil, de l'autre jusqu'à la base de la crête, et, dans cet endroit, la pellicule ectoplasmique s'évanouit (*Cf.*, pl. XIX, fig. 19, 20, 22, ce que nous avons dit à propos des Cténophores).

Si donc il se trouvait ici des granulations basilaires typiques, (nous voulons dire des granulations qui existassent comme organes propres et que l'on pût, en conséquence, comparer morphologiquement à des centrosomes), il faudrait que, dans l'intérieur de l'angle dièdre que forme la crête épithéliale, on vît courir un cordon indépendant, à section circulaire. Ce cordon serait l'homologue, au pied de chaque cil ou flagelle, de la granulation qui, chez *Polytoma uvella*, occupe le centre du bourgeon charnu. (*Cf.* pl. XVIII, fig. 17.) Ici, au contraire, cet organe manque. A défaut d'un cordon complètement isolé, il faudrait au moins que la région chromatique fût nettement distincte du reste de l'ectoplasma.

Ne quittons pas notre crête à ectoplasma chromatique sans indiquer que cette plaque sidérophile n'est pas l'équivalent d'une cuticule. Autrement dit, elle n'est pas faite d'une substance dérivée du

[1] Les faces de la crête s'enfoncent en plongeant dans l'epaisseur de l'épithélium pour constituer les limites cellulaires. Mais je n'oserais pas dire que ces limites soient constantes. Sur un certain nombre de mes préparations, elles sont tout à fait invisibles et paraissent manquer réellement. Néanmoins, comme je les ai nettement observées dans quelques cas, je ne définis pas cet épithélium comme syncytial. Il est possible que les cloisons disparaissent secondairement.

protoplasma par sécrétion, par dédoublement moléculaire. Le cil, en effet, se continue visiblement dans cette substance, or le cil est parfaitement vivant, il faut qu'il en soit ainsi de cet ectoplasma.

L'appareil mécanique, qui détermine l'entrée de l'eau dans les fentes branchiales, se compose, chez *Anurella*, comme ailleurs chez *Phallusia*, de sept (ou parfois six) bourrelets ciliés, pareils à celui dont nous venons d'indiquer les caractères intimes[1]. Quand on examine des préparations, où la paroi de la fente branchiale se voit d'en haut, on s'aperçoit que les bourrelets courent tout à fait parallèlement les uns aux autres. Il faut voir dans la formation de ces crêtes, parallèles à l'axe géométrique d'une fente supposée redressée, l'indice du travail d'une force coordinatrice qui agit ici d'une façon analogue à celle qui détermine l'apparition des cellules d'angle, ou encore celle des cellules latérales, sur les branchies des Acéphales. L'appareil mécanique, qui se constitue dans l'un et l'autre cas, a pour effet d'agir sur le liquide avec plus de force que ne feraient des cils ordinaires, trop faibles et trop rapprochés les uns des autres. Mais le dispositif réalisé chez les Acéphales, est plus parfait que celui des Tuniciers. En effet, les membranelles successives, chez l'Acéphale, outre qu'elles sont très robustes, se trouvent disposées métamériquement; par suite, elles laissent entre elles un intervalle notable, servant à l'entrée de l'eau. Ici les grands cils, développés sur chaque crête, ne sont pas sensiblement écartés les uns des autres. Pour que le plan secondaire de symétrie perpendiculaire à l'axe de la fente, et dans lequel se trouvent disposées les membranelles des Acéphales, fût nettement reconnaissable ici, il faudrait que les cils des Tuniciers fussent, d'une crête à l'autre, situés rigoureusement les uns derrière les autres, dans le plan de la figure 1. La rangée des cils qui se trouverait ainsi définie correspondrait à une membranelle d'Acéphale. Je ne voudrais pas dire qu'il n'en soit pas ainsi, mais le fait n'est pas certain : quand on observe les crêtes ciliées par en-dessus, on n'y reconnaît aucun signe d'une régularisation métamérique. Il n'en est pas moins vrai que, chez les Tuniciers, la constitution de ces crêtes ciliées parallèles réalise déjà un dispositif d'une régularité parfaitement géométrique.

[1] Notre dessin reproduit une fente branchiale qui était munie de six bourrelets seulement; nous avons voulu signaler que le nombre sept n'était pas absolu chez *Anurella*.

Dans le sein du cytoplasma, nous apercevons ici pas mal de ces globules sidérophiles, trop gros pour risquer d'être confondus avec des centrosomes, analogues à ceux que nous trouvons, soit dans d'autres cellules non glandulaires, soit dans des cellules glandulaires dont ils ne représentent pas les véritables produits de sécrétion. (*Cf.*, même planche, fig. 16.) Dans la lacune sanguine de la branchie, nous avons représenté quelques globules sanguins sphériques, les mêmes qui traversent les épithéliums des Tuniciers, en assez grand nombre, aussi facilement que s'ils étaient amiboïdes. (*Cf.*, surtout la fig. 3.)

Fig. 2. — Epithélium du tubercule vibratile, chez *Phallusia sanguinolenta*. Fixation au liquide de Zenker. Chacune de ces cellules se présente, en apparence, sur la coupe, comme l'une des crêtes ciliées de la fente branchiale. Mais, dans le cas précédent, la coupe était celle d'une crête longitudinale, tandis qu'elle est ici celle d'un cône.

La paroi libre de chaque cellule s'étire, en son centre, en un gros cil unique. Il en résulte que la base étalée du cil peut être considérée comme un entonnoir renversé qui coiffe la cellule. Les parois de cet entonnoir sont sidérophiles, tout comme les faces des crêtes branchiales ; elles vont en diminuant d'épaisseur en s'éloignant du cil et se continuent insensiblement avec les faces latérales des éléments. Les limites cellulaires sont très nettes. Ce dispositif est tout à fait équivalent à celui que nous avons étudié à propos de la figure précédente.

Il faut préciser quelle est l'orientation du fragment d'épithélium que nous représentons ici. On sait que le tubercule vibratile correspond à l'extrémité du canal excréteur de la glande prénervienne, L'ouverture du canal peut être considérée comme s'étant dilatée en pavillon ; après quoi le pavillon aurait été aplati dans un plan perpendiculaire à la crête pharyngienne dorsale et parallèle au sillon péricoronal ; enfin les extrémités du pavillon se seraient enroulées du côté du siphon buccal. Quand on fait des coupes, perpendiculairement au plan de l'épithélium pharyngien, dans une orientation quelconque, on rencontre la gouttière vibratile, que forme le pavillon enroulé ; on la coupe d'abord tangentiellement, puis perpendiculairement à son axe et, à ce moment, on la croise plusieurs fois sur la même coupe. La fig. 2 est prise sur une Phallusie coupée

parallèlement à l'axe de la crête dorsale. Sur la série des coupes, on rencontre plusieurs organes intéressants : le sillon péricoronal, les languettes qui dominent la gouttière dorsale, enfin le tubercule vibratile. Ce tubercule est situé immédiatement au-dessus du sillon péricoronal, un peu à gauche de l'extrémité de la crête dorsale, quand on regarde cette crête par l'intérieur du pharynx. Cela posé, chaque coupe qui rencontre le tubercule vibratile, perpendiculairement à l'axe longitudinal du pavillon aplati, à la forme d'un U qui s'ouvre sur le pharynx. Les quatre cellules représentées figure 2 sont prises sur l'une des parois latérales de cet U. Leurs axes respectifs sont inclinés vers l'embouchure de l'U, elles se recourbent au contraire vers le fond par leur extrémité distale. Les puissants flagelles paraissent avoir été fixés au moment où ils se courbaient activement vers le fond de l'U par leur région basilaire. A ce moment leur région distale était encore comme entraînée passivement dans ce mouvement rétrograde ; ils revenaient ainsi au point de départ de la course active pendant laquelle ils chassent les liquides hors du pavillon.

Lorsqu'on observe les contractions de ces flagelles énergiques, on ne doute pas un instant que la contractilité n'appartienne au cil lui-même, et non à quelque manche intracellulaire dont les mouvements de va et vient feraient osciller passivement le fouet externe.

Fig. 3. — A la sortie du tubercule vibratile, nous rencontrons un épithélium assez longuement cilié. Le fragment représenté ici est pris sur la même coupe que celui de la figure 2 : la coloration est donc exactement la même. Qu'y a-t-il à la base des cils ? Est-ce un très léger soulèvement de l'ectoplasma ? Est-ce une granulation minuscule ? Nous penchons pour la première interprétation.

Cette interprétation s'imposera bien souvent quand on aura affaire à une cellule nue dont le cil prolongera exactement la couche limitante externe. La présence des granulations définies sera plutôt réservée pour les cas où les cils s'implanteront sur la cellule, par l'intermédiaire d'une bordure en brosse, ou encore pour ceux où ils émaneront d'un cytoplasma situé à une distance appréciable de la surface. (*Cf.* pl. XVIII, fig. 17, ou pl. XXIV, fig. 21.) Quoi qu'il en soit, ceux qui persisteraient à voir des granulations centrosomatiques au pied des cils de cette figure 3, mettraient en réalité leurs centrosomes,

au même titre que les cils eux-mêmes, en contact rigoureux avec le milieu ambiant.

Le fragment d'épithélium, représenté ici, est envahi par les globules sanguins qui le perforent de part en part. On voit sous l'épithélium un globule encore libre dans le sang ; le cytoplasma de ce globule est très vacuolisé. A droite de la figure, les cellules se trouvent écartées les unes des autres ; entre elles s'est creusée une cavité sphérique, communiquant librement avec le sang d'une part, avec le milieu ambiant de l'autre. Dans un cul-de-sac de cette cavité, vers la droite, le globule, cause de ces ravages, achève de dégénérer. Son noyau se voit sous l'aspect d'une concrétion noire recouverte d'un résidu cytoplasmique. A gauche de la figure, trois globules sanguins, agglomérés ensemble, déterminent la formation d'un petit kyste intercellulaire. En outre de ces désordres, la dernière cellule de la figure se trouve dans un état pathologique : son noyau flotte dans une vacuole volumineuse. (*Cf.* les observations que nous aurons à faire à propos de l'*Amphioxus*, pl. XXV).

Les figures 4 à 7 représentent l'épithélium du sillon péricoronal, pris soit sur la même coupe que les figures 1 à 3, c'est-à-dire coloré exactement de la même façon, soit sur des coupes dont la décoloration a été poussée un peu plus loin.

Fig. 4. — Nous ferons, sur cet épithélium, deux remarques, relatives l'une à la théorie du centrosome, la seconde au corollaire de cette théorie, c'est-à-dire à la théorie des granulations basilaires.

Pour ce qui est du centrosome, nous recommandons spécialement cet épithélium comme se décolorant rapidement dans la partie moyenne et supérieure de son cytoplasma, et comme possédant un réseau très fin et bien homogène. Evidemment, si les cellules quiescentes étaient munies d'un centre dynamique morphologiquement défini, ce centre serait ici particulièrement discernable. Or, que voyons-nous ?

Dans un très grand nombre de cellules, se trouve une granulation sphérique, généralement très belle, entourée d'un cercle clair parfaitement net. Il est certain que le cytoplasma n'est pas, tout autour, organisé en un archoplasma et qu'il n'est l'objet, de la part de la granulation, d'aucune action dynamique. Si donc il y avait là un *kinocentre*, cet organe ne serait en réalité le centre d'aucun mouvement cytoplasmique perceptible. Mais cette granulation n'est pas

un corpuscule central : si elle était constante, on pourrait, à titre d'hypothèse, émettre l'opinion qu'elle en est un ; on n'a pas ce droit, puisque, sur des espaces considérables, elle fait défaut radicalement.

Pour ce qui concerne la théorie des granulations basilaires, nous signalons ici une zone sous-pariétale sidérophile, comparable à celle de la figure 21, *a*, planche XXII. Cette zone ne correspond à aucun organe défini : elle est simplement l'indice d'une chromaticité particulière qui caractérise l'ectoplasma, sur une hauteur variable ; elle disparaît sans laisser de traces, au cours de la décoloration à l'alun de fer, et cela, bien avant qu'on ait atteint le point critique, dans cette manipulation.

Fig. 5. — Même coupe que dans la figure 4, dessin pris dans une région toute voisine. Nous ne trouvons pas de granulations dans le cytoplasma. Par suite d'une décoloration un peu plus forte, ou, plutôt, puisqu'il s'agit de la même coupe, par suite de quelque différence dans le chimisme de la région ectoplasmique, la zone basilaire chromatique s'est effacée. (*Cf.* la pl. XXII, fig. 21, *b*.) On remarque les coupes de cordons du ciment interstitiel, ici très développé. Dans les troisième et quatrième cellules, ce ciment est même atteint à peu près suivant l'axe longitudinal d'un cordon, de façon à simuler la présence de granulations basilaires.

Nous tenons à faire remarquer que les figures 4 et 5 correspondent l'une et l'autre à des préparations fort peu décolorées ; sur le reste de la coupe nous rencontrons des fibres musculaires encore entièrement noires ; certaines cellules, moins aisément décolorables que celles du sillon péricoronal, sont restées tout à fait foncées.

Fig. 6. — Coupe un peu plus décolorée. Ce degré correspond à une différenciation qui serait à peine suffisante pour d'autres éléments épithéliaux, ainsi que pour les fibres musculaires. On voit pourtant que les granulations basilaires des cils font défaut. Les granulations intracytoplasmiques sont bien représentées.

Fig. 7. — Coupe tangentielle du même épithélium, destinée à montrer les granulations intracytoplasmiques, situées à peu près au même niveau, dans une série de cellules voisines les unes des autres.

Fig. 8. — *a*, *b*, *c*, fragments d'épithéliums d'allures diverses, pris sur les lobes qui avoisinent le sillon péricoronal et la crête dorsale. Même traitement que pour les figures précédentes. On voit

que la plupart des cellules sont privées de granulations sidérophiles. D'autres cellules, prises sur le dessin *b*, contiennent des soi-disant centrosomes. La plupart de ces corpuscules sont isolés ; on en rencontre trois qui sont groupés en triangle, sans qu'on puisse cependant les rattacher à un même microcentre.

On aperçoit en *b* deux globules sanguins qui achèvent de dégénérer dans le cytoplasma.

Nous nous demanderions volontiers si *b* et *c* représentent des épithéliums syncytiaux, de même que nous nous sommes posé cette question à propos de la figure 1. Il serait peut-être légitime de conclure affirmativement, puisque, tout près de là, nous trouvons des limites cellulaires incontestables et que toutes les parties de la préparation, atteintes directement par le réactif, paraissent également bien fixées.

Fig. 9. — *a* et *b*, autres régions des mêmes préparations. Extrémité libre des languettes en lesquelles se décompose la crête dorsale. Les languettes, privées de cils sur la majeure partie de leur surface, se terminent par une sorte de petite cupule ciliée, à peine excavée. *a* et *b* représentent, au point de vue des insertions ciliaires, deux aspects distincts. En *a*, l'ectoplasma ne présente absolument rien de particulier. En *b*, on aperçoit une couche limitante, un peu plus foncée que le reste. Elle présente évidemment des rapports avec les cils vibratiles, puisqu'elle manque aux cellules nues, mais il serait excessif de la considérer comme l'homologue d'organes aussi typiques que devraient être les granulations basilaires, si elles étaient elles-mêmes des centrosomes.

Nous trouvons donc, chez les Tuniciers, tant dans le tube digestif que dans le pharynx, une foule de cellules vibratiles qui, dans un sens ou dans un autre, s'écartent du schéma consacré.

Les autres figures de cette planche auront trait maintenant à des coupes de l'endostyle.

Fig. 10. — *a, b, c,* trois types d'endostyles : *a, Phallusia sanguinolenta; b, Ciona intestinalis; c, Anurella.* Obj. 2, ocul. 2.

Le schéma de l'endostyle subit, quand on passe de l'un à l'autre de ces trois types, une modification intéressante, relative aux cellules qui, normalement, portent les grands cils du fond de la gouttière. Pour faciliter les comparaisons, ces cellules ont été représentées ici en noir intense. Les cellules qui constituent les trois zones ciliées bien connues

sont représentées en gris ; les cellules des trois régions glandulaires sont laissées en blanc [1].

Chez la Phallusie, le fond de l'endostyle est largement étalé. Les cellules, qui portent les cils géants, sont nombreuses ; elles reposent presque toutes sur la basale. De part et d'autre, on les voit se relever sur les bords de la zone glandulaire voisine. Chez *Ciona*, il se produit comme une compression de la zone des cellules à cils géants. Elles ne touchent plus la basale que par la partie médiane de la zone. En ce point, les cellules deviennent très longues, afin d'atteindre cette basale. Latéralement, elles recouvrent beaucoup les zones glandulaires. Chez *Anurella*, dont l'endostyle, ainsi que l'a vu M. de Lacaze-Duthiers, est dépourvu de cils géants, les cellules qui devraient porter ces cils et qui restent nues, sont privées de toute connexion avec la basale. Les zones glandulaires voisines se sont complètement rejointes par dessous, ainsi que, chez *Ciona*, elles avaient une tendance si marquée à le faire.

Nous ne voudrions pas, sur des bases si fragiles, édifier des hypothèses phylogénétiques ; mais, même en laissant de côté les questions relatives à la descendance, pour examiner l'état actuel de l'endostyle chez ces trois types, il paraît certain que nous assistons ici à une évolution régressive qui, chez *Phallusia*, ne s'est pas encore manifestée, qui est très avancée chez *Ciona* et qui est à peu près complète chez *Anurella* ; le dernier terme de cette évolution correspondrait à l'expulsion définitive des cellules qui, ne portant plus les cils géants, n'ont plus de rôle à remplir. D'ailleurs il est bien vraisemblable que l'énucléation progressive de l'épithélium, chez *Anurella*, est la cause déterminante immédiate de la disparition des grands cils.

Il va, tout d'abord, sembler singulier qu'un endostyle reste privé de ce qui lui donnait son caractère particulier, en perdant ses cils géants. En effet, si l'on avait à définir, en deux mots, cette gouttière ventrale des Tuniciers, négligeant toutes les particularités de sa structure, on dirait d'elle que c'est un sillon profond, aux parois glandulaires, secrétant un mucus abondant, mucus que des cils géants font progresser.

Est-il bien exact que les cils géants fassent progresser le mucus que secrète l'endostyle ? Chez *Phallusia*, l'observation est extrême-

[1] Dans la reproduction phototypique, la teinte grise des trois zones ciliées est venue trop foncée, de sorte que la figure perd un peu de sa netteté.

ment facile ; à ma grande surprise, j'ai toujours trouvé les cils du fond de la gouttière parfaitement immobiles. Plusieurs personnes, que j'avais priées de bien vouloir renouveler l'observation, après que j'avais quitté Roscoff, ont fait une constatation identique. Au contraire, les cils marginaux de l'endostyle battent toujours énergiquement.

Une pareille constatation qui, à ma connaissance, n'avait point été faite encore, nous semblera moins surprenante, si nous réfléchissons que, pour agir mécaniquement sur des produits sécrétés, sans doute peu mobiles, les cils géants de l'endostyle seraient extrêmement faibles. Nous n'avons qu'à les comparer avec les fouets robustes des figures 1 et 2, pour ressentir cette impression qu'ils resteraient tout à fait inférieurs à une tâche d'ordre mécanique, d'autant plus qu'ils sont exceptionnellement longs.

Il ne serait pas impossible, si réellement ils ne sont vibratiles chez aucun Tunicier, que leur fonction fût de faire filer le mucus jusque sur les bords de la gouttière, en divisant ce mucus et empêchant qu'il ne s'accumulât, au fond de l'endostyle, en masses glaireuses qui géneraient l'organe dans son fonctionnement. Si telle était leur fonction, relativement secondaire, on comprendrait mieux que la Molgule pût s'en priver.

Les figures 11 à 15 vont nous permettre de passer en revue les caractères des cellules qui constituent les quatre régions ciliées de l'endostyle.

Fig. 11. — *Ciona intestinalis*. Epithélium vibratile marginal. (Zone vibratile externe). Fixation à l'acide osmique à 1 0/0, pendant une 1/2 minute, puis à l'alcool acétique pendant 3 heures. Coloration à l'hématoxyline ferrique. (Ou *Anurella*. Fixation au liquide d'Hermann, coloration à l'hématoxyline ferrique). On voit les cils, implantés sur une zone ectoplasmique analogue à celle de la figure 9, *b*, ou encore analogue à la zone ectoplasmique sous-cuticulaire que nous avons rencontrée sur la branchie de la Myxicole (pl. XIX, fig. 5). Nous ne voyons pas là de véritables granulations basilaires.

Fig. 12. — Epithélium vibratile de la zone moyenne. *Phallusia*. Fixation au liquide d'Hermann et coloration à la safranine, ou fixation au Zenker et coloration à l'hématoxyline ferrique. Ici il y a des granulations basilaires.

Fig. 13. — Epithélium vibratile de la zone profonde, située entre

les deuxième et troisième régions glandulaires, régions étalées en éventail à leur base.

a). *Ciona intestinalis*. Fixation à l'acide osmique à 1 0/0 pendant une 1/2 minute, puis à l'alcool acétique pendant 3 heures. Coloration à l'hématoxyline d'Ehrlich. Nous avons déjà vu ailleurs (pl. XXI, fig. 23, *c*), que cet agent à tendance à ne pas colorer les granulations basilaires spécifiques, tandis qu'il décèle, en revanche, les granulations supérieures de la bordure en brosse et teinte en un peu moins foncé la gangue qui unit les bâtonnets du plateau. C'est encore ce qui se produit ici. Chaque cellule porte un seul cil ; le cil est implanté par l'intermédaire d'un bâtonnet. Les bâtonnets peuvent fort bien être considérés comme perforant une cuticule, dont, par dessous, on discernerait même le bord libre [1].

b). Voici l'épreuve inverse : même préparation, mais colororée cette fois à l'hématoxyline ferrique. Il n'y a plus de granulations supérieures de la bordure en brosse. En revanche, la couche des granulations basilaires forme une bande noire. La cuticule est colorée avec moins d'intensité.

Nous allons donc retirer, de l'examen de ces deux figures, l'impression, déjà donné par la figure 23 de la planche XXI, savoir que les granulations inférieures et supérieures ont, généralement, des propriétés histochimiques différentes.

c). Mais passons au cas de la Phallusie. En fixant le tissu à la liqueur d'Hermann et le colorant à la safranine, nous décelons, du même coup, les granulations basilaires et les granulations supérieures de la bordure en brosse.

Au point de vue des différenciations pariétales, en *a* et *b* il y a une cuticule très évidente ; en *c*, non moins évidemment, c'est une bordure en brosse. On discerne les bâtonnets, très écartés, parce que la paroi libre de la cellule à cil unique est assez large. Le bâtonnet est légèrement sinueux, ce qui démontre son individualisation, au sein d'une gangue très peu dense. On voit comme ces diverses formations sont contingentes, et comme, en définitive, les termes de *cuticule perforée* et de *bordure en brosse* sont, pratiquement, équivalents.

Fig. 14. — Cellules à cil géants de la *Phallusia*. Fixation au liquide de Zenker. La partie proximale du cil est seule représentée.

[1] Même observation que dans la note précédente, au sujet de la reproduction phototypique : la gangue, déposée entre les bâtonnets, est trop foncée.

On voit quelle est la gracilité des cils. Comparons l'implantation du cil, dans le cas actuel, avec ce qui a lieu sur le tubercule vibratile, figure 2. Au fond, c'est la même chose : le cytoplasma est étiré en cône et ce continue avec le cil, sans l'intervention d'une granulation. Dans un cas, il se différencie, à la surface même du cône d'insertion, une région chromatique, laquelle se prolonge sur le cil ; dans l'autre cas, le cône et le cil restent incolores.

Remarquer la coupe des cordons délicats du ciment.

Fig. 15. — Mêmes cellules à cils géants, chez *Ciona intestinalis*, prises un peu en dehors de l'axe de l'endostyle, c'est-à-dire en dehors de la région des hautes cellules qui ont été schématisées dans la figure 10. *b*. Fixation à l'acide osmique à 1 0 0 pendant une demi-minute, puis à l'alcool acétique pendant trois heures.

a) Coloration à l'hématoxyline ferrique. Même résultat que chez la Phallusie. La seule différence réside dans le fait que chaque cellule porte plusieurs cils et par suite plusieurs soulèvements coniques.

b) Même fixation, mais coloration à l'hématoxyline d'Ehrlich : ici nous colorons les cônes de soulèvement, tout à fait comme s'ils contenaient, dans leur masse, une granulation basilaire typique. Or, remarquons ceci : voici une granulation basilaire qui est typique pour ce qui est de son emplacement, mais pas du tout pour ce qui est de sa chromaticité. On n'aura aucun prétexte à dire qu'elle est un centrosome, puisqu'elle n'en possède pas les caractères histochimiques, considérés comme essentiels. Et cependant elle est à la place où, chez d'autres types, les granulations possèdent les caractères des centrosomes ! Mais il y a mieux : veut-on ne tenir compte que de son emplacement et oublier ses caractères histochimiques ? Alors il faudra agir avec la même libéralité à l'égard de toutes les granulations supérieures de la bordure en brosse, ainsi qu'à l'égard de toutes les granulations basilaires de ces mêmes bordures, telles qu'on les rencontre parfois sur des cellules non ciliées. Quelles confusions, et comme il paraît urgent de renoncer à tenter des assimilations si laborieuses !

Les figures 16 à 19 reproduisent les cellules des diverses zones glandulaires de l'endostyle.

Fg. 16. — Zone glandulaire supérieure d'*Anurella*. Fixation à la liqueur d'Hermann. Cette région épithéliale forme la plus grande partie des faces latérales de l'endostyle. Il est probable qu'elle

contribue à sécréter le mucus, mais, à examiner les cellules sur la coupe, rien n'est moins évident. En tous cas ces cellules appartiennent à ces types dans lesquels la sécrétion produite ne se signale par aucun caractère précis. Toute la cellule est claire, le bas est un peu strié. L'hématoxyline ferrique colore ici de magnifiques globules, logés dans des vacuoles parfaitement nettes. Si nous les comparons à ceux des figures 4 et 6, ils leur sont tout pareils, à la taille près. Donc, s'ils n'étaient pas si gros, ils feraient à tous les autres points de vue d'excellents centrosomes, aux yeux des partisans de la théorie. Chez l'individu reproduit ici, ils ne manquaient, pour ainsi dire, dans aucune des cellules de cette région. Entre le noyau et la surface, il n'y avait jamais qu'une seule vacuole, pourvue d'une ou deux globules. Il est vrai que nous allons en retrouver d'autres sous le noyau, du coté de la basale ! Il est vrai aussi que dans des zones voisines, chez le même individu, sur la même coupe, ils seront très inconstants. Ils ne faut pas se lasser de dégager ce caractère : les granulations sidérophiles, tout aussi bien celles au sujet desquelles leur grosseur même interdit une assimilation avec un centrosome, que celles qui possèdent l'aspect d'un corpuscule central, sont très constantes, très typiques, dans certaines régions, pour manquer ensuite, on ne sait pourquoi, dans des régions toutes voines.

A droite de la figure, une cellule noire, nécrosée.

Fig. 17. — *Ciona intestinalis.* Même région ; fixée à l'acide osmique et à l'alcool acétique, comme il a déjà été dit. Voici que les granulations intracytoplasmiques présentent des caractères différents de ceux que nous venons de leur voir chez l'*Anurella*, figure 16. Dans la cellule du milieu, il existerait un diplosome typique. Presque aussi acceptable serait celui de la cellule de droite. Mais, dans la cellule du milieu, nous trouvons en outre, vers le haut, une autre vacuole munie d'une concrétion plus irrégulière. Une concrétion de ce dernier type existe seule dans la cellule de gauche.

Dans l'épithélium considéré ici, les noyaux sont pourvus de très peu de chromatine et de beaux nucléoles. C'est, assez nettement, le caractère des noyaux des zones muqueuses de l'endostyle, par opposition à ceux des zones vibratiles (*Cf.* figures 11 à 15).

Fig. 18. — Deux cellules de la zone glandulaire, chez *Anurella*. Même traitement que pour la figure 16. Même remarque.

Fig. 19. — Fragment d'épithélium pris dans l'axe de l'endostyle, chez *Anurella*. Même traitement que ci-dessus. Nous voyons les cellules, qui, ailleurs, portent les cils géants, rester nues et s'aplatir. Ce qu'il y a de plus curieux, c'est que les produits de la sécrétion, élaborés par les cellules muqueuses de la zone glandulaire profonde, sont, en grande partie, obligés de filtrer au travers de l'épithélium pavimenteux qui recouvre ces cellules glandulaires. Au reste, à voir le peu de surface libre dévolu généralement, dans l'endostyle, aux zones glandulaires moyennes et profondes, ont est porté à croire que le liquide sécrété s'échappe très facilement par osmose.

Un globule sanguin dégénère dans un kyste, creusé entre deux cellules muqueuses. La présence des globules, au sein de cet épithélium muqueux, est très fréquente.

PLANCHE XXIV

Triton, Grenouille.

En dehors des questions relatives à la théorie des granulations basilaires et à celle du centrosome, nous nous occuperons ici de certains phénomènes de dégénérescence muqueuse, qui intéressent les plateaux [1].

Les figures 1 à 3 se rapportent à l'épithélium de la cavité buccale, observé chez une larve de Triton longue de 2 centimètres.

Fig. 1. — Fixation au sublimé. Cellule à surface nue.

Fig. 2. — Cellule prise sur la même coupe que les précédentes, à quelque distance de celles-ci. La cellule porte une bordule d'alvéoles.

Fig. 3. — Cellules de la même coupe. Bordure alvéolaire stratifiée, rappelant un peu la constitution de la membrane telle que nous l'avons

[1] Nous rencontrons, relativement à l'évolution des formations pariétales, chez les larves d'Amphibiens, deux opinions contradictoires. Gurwitsch (**1900** et **1901** *a*), nous dit que, dans certains cas, les formations pariétales sont des stades preliminaires de la constitution de l'appareil ciliaire. Heidenhain (**1900**), rencontrant cette observation de Gurwitsch, la révoque en doute, en alléguant que, sans doute, Gurwitsch a observé réellement des stades préliminaires d'une dégénérescence muqueuse. Nous reviendrons, dans notre seconde partie, sur les idées de Gurwitsch. Pour l'instant, contentons-nous de dire que, chez la larve de Triton ou celle de la Grenouille, nous avons rencontré précisément les aspects que Gurwitsch a observés chez la larve de Salamandre et que nous les interprétons de la façon qu'a proposée Heidenhain.

étudiée dans les glandes œsophagiennes de l'Arénicole, planche XIX, figures 9 et 10.

Evidemment ces trois figures, telles que nous venons de les présenter, révèlent une complication croissante dans la constitution des formations pariétales, mais rien ne prouve que cet ordre corresponde à une évolution ontogénétique réelle. En tous cas, nous trouvons ces trois sortes de cellules sur le même individu, à côté les unes des autres.

Cela posé, demandons-nous si ces formations pariétales représentent autant de stades de la constitution de l'appareil ciliaire. Dans la cavité buccale de notre larve, jusqu'au fond du pharynx, nous ne trouvons pas de cils ; mais comparons, avec les cellules précédemment étudiées, l'épithélium de la branchie externe.

Fig. 4. — Même individu que précédemment. Une cellule de la branchie externe. Les cils sont portés sur les arêtes communes des alvéoles. Ces alvéoles coexistent avec les cils ; et les cils ne résultent pas d'une modification de la bordure alvéolaire. Chez le *Pecten*, (pl. XXI, fig. 8 et 11), nous avons aussi rencontré une bordure alvéolaire, capable de coexister avec les cils. La seule différence avec le cas actuel résultait de la présence d'une cuticule, surajoutée aux alvéoles.

Avant de quitter la figure 4, faisons remarquer l'absence des granulations basilaires.

Nous avons étudié l'épithélium branchial sur le vivant ; notre coupe est parfaitement conforme aux résultats de nos observations directes.

Fig. 5. — Même individu, mêmes préparations. Fragment d'épithélium pris sur la peau de la tête, près de la bouche. Les cellules sont réunies par des ponts. La surface libre est fréquemment alvéolaire. Tandis que, dans les figures 1 à 4, nous n'avons rencontré aucune granule sidérophile, sur l'épiderme nous en trouvons fréquemment, quoique toujours d'une façon très contingente. Les deux cellules de la figure 5 en contiennent une quantité exceptionnelle : chacune, si ces granulations représentaient des centrosomes, possèderaient quatre ou cinq microcentres ou même davantage. D'ailleurs les granulations, que nous figurons ici, sont rigoureusement identiques aux centrosomes des auteurs. Vraiment, dans le cas actuel, il y aurait trop de *kinocentres*.

Fig. 6. — Même individu, même préparations. Cellule vibratile

des voies nasales, privées de plateaux différenciés. On y voit des granulations basilaires parfaitement nettes.

Fig. 7. — Epithélium du fond du pharynx ou de l'œsophage. Même individu et mêmes préparations que ci-dessus. Cellules à bordure alvéolaire, alternant avec des cellules vibratiles. Stades divers de la dégénérescence muqueuse, chez les cellules non ciliées. Rien n'indique que les bordures d'alvéoles représentent des stades du développement des cils vibratiles.

Tout d'abord, examinons le dessin *e* : la cellule est recouverte par une bordure spumeuse, qui est une différenciation typique du cytoplasma.

Revenons maintenant au dessin *a* : il est facile de voir que nous n'avons pas affaire ici à des cellules, dont le cytoplasma intact porterait un plateau normal. Pour qu'il en fût ainsi, il faudrait que la surface d'insertion du plateau fût régulière et bien marquée. (*Cf.*, fig. 3 ou 13). Ici, au contraire, le cytoplasma se relie à la bordure spumeuse par une ligne brisée et, pour ainsi dire, déchiquetée. Il est visible que le cytoplasma subit lui-même une altération, destinée à lui donner une structure pareille à celle de la bordure spumeuse. La dégénérescence atteint des degrés inégaux dans les cellules voisines. Il nous reste un témoin de l'état normal de la cellule, c'est la substance cimentante : elle marque le niveau où le plateau spumeux s'appliquait sur la paroi supérieure de l'élément, avant que la dégénérescence n'eût commencé à se produire.

En *b*, outre une cellule toute pareille aux précédentes, nous trouvons, à gauche, un élément dont la dégénérescence est très avancée. Cette dégénérescence se poursuit par en bas, ainsi qu'en témoigne le passage graduel qu'on observe entre la région spumeuse claire et le cytoplasma intact, plus chromatique. La couche sidérophile, qui règne au pied des cils, désigne le plan primitif des parois superficielles inaltérées.

Passons de suite au dessin *g* : la transformation muqueuse s'accomplit tout entière en dessous du niveau supérieur de l'épithélium.

Le dessin *d* nous montre la zone muqueuse en train d'envahir irrégulièrement le cytoplasma. Dans la cellule de droite, elle pénètre jusqu'au noyau.

Enfin les dessins *f*, *h*, *i*, *j*, nous montrent des cellules muqueuses

dont la thèque est achevée. Cette thèque, ainsi qu'on le voit, ne résulte pas du tout, ici, d'une invagination de la paroi superficielle, c'est une portion du cytoplasma, profondément altérée.

Quant aux cellules ciliées, rien ne nous instruit sur leur histogénèse. Nulle part, nous n'assistons à la transformation de la bordure d'alvéoles stratifiées, en une couche de bâtonnets, lesquels n'auraient plus qu'à rompre une membrane qui les maintiendrait encore agglutinés, pour devenir des cils vibratiles. Nous voyons bien la membrane en question, qui recouvre, sur beaucoup de cellules, la couche des alvéoles muqueuses superficielles. Nous voyons bien que les parois des alvéoles tendent à s'aligner longitudinalement, quand l'invasion muqueuse commence à se produire ; nous voyons bien que les plateaux spumeux se disposent à ce moment à côté des bordures vibratiles, avec des dimensions équivalentes, mais il n'y a là aucun stade d'une transformation en une bordure ciliée. Au contraire, à ce moment, la paroi superficielle de la cellule a déjà commencé à se détériorer.

Cette transformation d'une bordure spumeuse en une bordure en brosse, suivie d'une transformation de la bordure en brosse en une bordure de cils vibratiles, serait assez inusuelle, puisque, normalement, la bordure en brosse porte les cils. Cependant, nous n'adressons, à une pareille histogénèse, aucune objection théorique ; nous disons simplement que nous ne l'avons pas vue se produire.

Il apparaît d'ailleurs, avec quelque certitude, que les rapports caractéristiques, établis généralement entre les plateaux et les cils vibratiles, sont ici parfaitement conservés. Nous voyons, en effet, sous les cils, une couche de granulations basilaires de forme cylindrique. L'examen des préparations relatives au Triton larvaire ne nous renseigne pas sur la signification de ces granulations. Mais, tout à l'heure, chez l'adulte, nous allons voir, à leur place, se constituer un véritable plateau. Chez la larve, ces granulations seraient donc, elles-mêmes, les équivalents d'un plateau, c'est-à-dire, en définitive, les équivalents des bordures alvéolaires ou spumeuses qu'on observe sur les cellules non ciliées. Ici, comme ailleurs, plateaux et cils vibratiles seraient des différenciations indépendantes, capables de coexister.

Nous allons reprendre l'examen de cette figure 7, au point de vue des belles granulations sidérophiles qui se rencontrent très fréquem-

ment au sein du cytoplasma. (A cette même place, en effet, Studnička a décrit des centrosomes.)

Nous passerons rapidement, pour éviter le plus possible de répéter ce que nous avons déjà dit à plusieurs reprises. Ce sont toujours les trois mêmes cas qui se reproduisent :

1° Il y a des cellules dépourvues de granulations, par exemple en *g*.

2° Il y a des cellules dont les granulations ressemblent tout à fait aux centrosomes des auteurs, par exemple, le diplosome superficiel de *c*.

3° Mais ces granulations peuvent coexister, dans une même cellule, avec d'autres, tout aussi convenables. Ou encore, les soi-disant centrosomes n'auront pas une forme satisfaisante. L'existence de nombreuses transitions empêchera, d'ailleurs, qu'on ne dise, des globules qui paraissent convenables, qu'ils sont des centrosomes, et des autres, qu'ils n'en sont point.

Chacun se fera une opinion personnelle en examinant les diverses cellules que nous reproduisons ici, spécialement celles du dessin *b*.

En outre de ces considérations, notre figure 7 nous permet d'aborder l'examen des granulations sidérophiles qui, allant se loger dans la thèque des cellules muqueuses, passent aujourd'hui pour y présider tout particulièrement aux processus sécrétoires.

C'est ainsi que le magnifique diplosome du dessin *h* serait pris dans le vif de ses fonctions excrétrices. Il est vrai que le diplosome, non moins caractéristique, du dessin *f* surveillerait les choses de plus loin, du fond même de la thèque ! Qant au diplosome du dessin *j*, il se montrerait plus inerte encore, se contentant d'assister, de l'intérieur du cytoplasma non modifié, au travail qui s'accomplit dans la thèque ; ce travail se poursuivrait fort bien sans lui ! En revanche, dans le dessin *i*, il y aurait à l'œuvre deux diplosomes, aussi *centrosomes* l'un que l'autre. Le microcentre serait de constitution plus complexe encore dans la thèque de la cellule gauche du dessin *b*. Au contraire, il serait réduit à sa plus simple expression, dans la cellule médiane du dessin *d*. On estimerait qu'il est quelque peu désordonné, dans la cellule de droite du même dessin. Bien mieux, il n'y en aurait d'aucune sorte dans les cellules du dessin *a* !

Ces observations nous délivrent de la nécessité d'aller loger un

kinocentre, un organe qui serait essentiel à la cellule, dans une masse de cytoplasma dégénéré. Encore si, dans la thèque, il gardait d'étroites connexions avec une partie protoplasmique restée saine; si on le voyait à cheval sur certains tractus bien vivants: mais non; nous le trouvons dans une logette claire, que nous n'hésiterons pas à considérer comme une vacuole isolante, si nous nous rappelons toutes ces logettes, absolument pareilles, que nous avons vues contenir, tantôt les gros globules décrits à propos des Tuniciers ou dans les chambres branchiales d'*Unio*, tantôt des granules plus petits, mais tout à fait irréguliers. Ainsi donc, ici, les soi-disant centrosomes sont isolés, même du mucus sécrété. Si l'on gardait quelque doute à cet égard, on observerait celui qui, en *h*, se trouve en dehors même de la cellule, en contact avec le milieu extérieur. Il semble que la cellule l'expulse, en même temps que les produits muqueux qu'elle élabore.

Fig. 8. — Œsophage d'un Têtard de Grenouille de 2 cent. 1/2 de long. Fixation au sublimé acétique. Ce fragment nous donne une idée complète des dispositions réalisées dans l'ensemble de l'épithélium en question. Tout comme chez le Triton larvaire, on y trouve des cellules vibratiles et des cellules à bordure spumeuse. Cependant ces dernières ne sont pas le siège d'une dégénérescence aussi complète que chez le Triton. On ne retrouve pas l'équivalent des dessins *f*, *h*, *i*, *j*. Mais notre figure 8 est très comparable aux stades représentés figure 7, *a*.

En second lieu, on rencontre de véritables cellules caliciformes typiques, dont les cellules du Triton jouaient le rôle, sans leur correspondre exactement au point de vue morphologique. On n'a qu'à comparer la cellule médiane de la figure 8 avec les cellules diverses de la figure 7. Cette cellule médiane est un élément profond, dontle cytoplasma subit, dans son entier, la transformation muqueuse; après quoi, la cellule vient former un stoma à la surface de l'épithélium. Nous ne dessinons pas les stades successifs de cette histogénèse bien connue; mais on trouvera représentée un peu plus loin, figure 14, une cellule muqueuse appartenant à la même famille (*Cf.*, aussi, pl. XXI, fig. 5, 11, 14).

Il n'en est pas moins certain que les cellules à bordure spumeuse, chez le Têtard de Grenouille, commencent à évoluer dans le sens d'une dégénérescence muqueuse, ainsi qu'on s'en rend compte en plaçant

en série tout d'abord la cellule de droite, puis la seconde cellule de la figure, puis la quatrième, laquelle est la plus avancée des trois. Nous reconnaissons le niveau primitif du cytoplasma non altéré, de la même façon que sur la figure 7 : ce niveau est marqué, tant par les granulations basilaires des éléments ciliés, que par les cordons du ciment interstitiel.

Pour ce qui est d'une soi-disant transformation des bordures spumeuses en bordures vibratiles, cette figure nous conduit aux mêmes conclusions négatives que la figure 7.

Les figures 9 à 12 se rapportent encore à des Têtards de Grenouille, les trois premières à un Têtard âgé de huit jours, la quatrième à un animal plus grand, long de 2 cent. 1/2. Les figures 9 à 11 sont fixées au liquide de Zenker, la figure 12 au sublimé.

Fig. 9. — Cellule épidermique, prise tout près de la bouche. Cet élément fait partie d'un épithélium qui n'est que partiellement cilié. Les cellules non ciliées ne possèdent encore aucune bordure spumeuse. Cette absence d'une bordure qui, soi-disant, devrait, dans l'œsophage, se transformer dans les cils, n'empêche pas les cils vibratiles de se développer. Il existe ici des granulations basilaires parfaitement nettes. Le cytoplasma est pigmenté. On y trouve des enclaves sidérophiles considérables, fonctionnant sans doute comme matières de réserve. Il est probable que l'enclave, qui a été dissoute, était de nature graisseuse.

Fig. 10. — Cellule prise sur une houppe branchiale ; elle est très comparable à la cellule branchiale de la figure 4. La zone alvéolaire est reconnaissable à sa teinte claire, mais les alvéoles ne paraissent pas nettement différenciées.

Fig. 11. — Cellule prise sur la queue. Pas de granulations basilaires, pas de différenciations pariétales.

Fig. 12. — Cellule prise sur la queue du Têtard de 2 cent. 1/2. Il n'y a plus de cils. La zone superficielle, exempte de pigment, est une différenciation d'allure homogène, une *crusta*, selon l'expression de Schulze.

Les figures 13 à 16 sont relatives au pharynx du Triton adulte. Elles vont achever de nous édifier sur les relations qui existent entre les bordures spumeuses et les cils vibratiles. Fixation au sublimé acétique.

Fig. 13. — Cellule pharyngienne, munie d'une bordure à plu-

sieurs rangs d'alvéoles. Il est rare de trouver, sur les préparations, les alvéoles aussi distinctes. Cette bordure spumeuse représente celle qu'on trouvait chez la larve, mais il n'y a pas ici de dégénérescence muqueuse. La place des cordons de ciment interstitiel n'est pas nettement définie ; ce ciment se présente, généralement, en plus grande épaisseur à la partie supérieure de la bordure spumeuse ; il peut aussi rester confiné à sa partie inférieure, ainsi que c'est le cas, ici, à droite.

Fig. 14. — Même épithélium, on a représenté un fragment un peu plus étendu, pour montrer les relations des cellules entre elles. Les ponts sont identiques à ceux de la figure 5. On voit une grosse cellule muqueuse qui n'a pas encore atteint le niveau de l'épithélium, (*Cf.* fig. 8).

Fig. 15. — Même épithélium ; fragment contenant une cellule ciliée. On voit que les cils sont implantés sur les limites des alvéoles les plus superficielles. La bordure spumeuse porte les cils ; elle ne s'est donc pas transformée en cils. Quoique cette bordure ne soit pas identique à la bordure en brosse, elle ne lui est pas moins homologue, puisque la bordure en brosse porte aussi les cils. On voit une cellule muqueuse, dont il nous est impossible d'affirmer qu'elle ne se soit pas constituée à la façon de celles de la figure 7.

Fig. 16. — La cellule vibratile, représentée ici, est d'un type qu'on observe très rarement dans le pharynx du Triton adulte. En effet, si, par sa forme générale, elle est bien une cellule pharyngienne, par le mode de sa différenciation pariétale, c'est déjà une cellule œsophagienne. Au lieu d'une bordure spumeuse, nous trouvons une bordure en brosse. D'ailleurs, la bordure en brosse porte les cils dans le prolongement de ses bâtonnets, tout comme la bordure spumeuse les portait dans le prolongement de ses cloisons verticales. Ces deux espèces de plateaux sont donc bien homologues. La bordure en brosse, figurée ici, a des granulations sidérophiles en haut et en bas de ses bâtonnets. Parfois la granulation supérieure est seule bien visible.

Fig. 17. — Œsophage du Triton adulte. Les dessins *a* et *b* ont trait, l'un comme l'autre, à des préparations fixées au sublimé acétique et colorées à l'hématoxyline ferrique ; mais *a* est à peine décoloré, tandis que *b* a subi une différenciation normale.

En *a*, la zone, sur laquelle les cils sont implantés, forme une bande

entièrement noire. En *b*, cette zone révèle les particularités de sa structure. On voit qu'elle est, exactement comme la zone correspondante de la figure 16, constituée par des bâtonnets juxtaposés, renflés à leurs deux extrémités; c'est une bordure en brosse. D'une façon générale, le renflement supérieur retient plus énergiquement l'hématoxyline ferrique. Il n'y a cependant là rien de spécifique. (*Cf.* la fig. 18 *b*).

L'épithélium œsophagien ne contient qu'un petit nombre de granulations sidérophiles intracytoplasmiques. En revanche, la cellule de droite, dans le dessin *b*, en montre deux. L'une de ces deux granulations constitue un diplosome typique. La seconde a une forme moins parfaitement régulière, sans s'éloigner cependant beaucoup du type du diplosome. Les cellules muqueuses en contiennent parfois aussi dans leur thèque. Dans le même fragment *b*, la thèque, figurée à gauche, en présente deux, aussi dignes l'une que l'autre d'éveiller l'attention des partisans de la théorie centrosomatique.

Fig. 18. — Nous représentons ici, à une échelle double de notre échelle générale, c'est-à-dire à environ 2200 diamètres, les deux sortes de différenciations pariétales, que nous venons de rencontrer chez le Triton adulte. Le plateau spumeux, représenté en *a*, se continue avec des alvéoles cytoplasmiques, qui ne sont visibles que dans des cas très favorables. On voit que la couche limitante inférieure du plateau ne forme pas un plan bien régulier. Dans le cas des bordures en brosse, cette couche limitante représente réellement la paroi supérieure de la cellule. Tout ce qui est au-dessus de ce plan a la signification d'émissions digitiformes extra-cellulaires. Ici au contraire, on serait en droit de dire que la paroi supérieure de l'élément se trouve en haut du plateau spumeux. Le dit plateau représenterait une transformation cytoplasmique accomplie *in situ*. Une pareille transformation se poursuivrait tout naturellement dans la profondeur, lorsque la cellule subirait la dégénérescence muqueuse. Les nombreux cas, représentés à propos de la larve, nous ont complètement édifiés à cet égard. C'est pourquoi la cellule muqueuse de la figure 15 m'a paru dériver d'un processus dégénératif identique à ceux de la figure 7.

En *b*, nous retrouvons la bordure en brosse qui nous est familière. Tous les aspects, que nous figurons ici, se rencontrent sur la même

coupe. On voit combien les caractères histochimiques des granulations sont contingents. Mais, ce sur quoi nous voulons surtout insister ici, c'est que la nature du bâtonnet de la brosse n'est pas tellement différente de celle des granulations, que lui-même ne puisse souvent se colorer tout comme ces dernières. (*Cf* aussi, pl. XVI, fig. 4, *c*).

Rappelons-nous ce que nous avons observé sur cette même planche, figure 7. Il y avait chez la larve, au pied des cils, des granulations basilaires chromatiques très allongées. Ces granulations tenaient la place du plateau complexe que nous rencontrons ici chez l'adulte. Chez la larve, le bâtonnet et les deux granulations étaient entièrement confondus. Pour nous, le fait nous est indifférent; mais il gênera davantage les partisans de la théorie centrosomatique des granulations, en achevant de leur démontrer qu'il ne s'agit pas là de corpuscules, biologiquement définissables comme des organes spécifiques. Si, au contraire, nous avons raison de penser que les granulations, tant supérieures qu'inférieures, sont des renflements, en rapport avec des conditions (mécaniques ou histo-chimiques) contingentes, il devient tout naturel que le bâtonnet lui-même puisse, parfois, se fusionner avec ses deux renflements en un seul cylindre sidérophile.

Fig. 19. — Les dessins *a* et *b* sont relatifs à l'épithélium intestinal d'un Têtard de Grenouille de 2 cent. 1/2 de long. Ils sont pris sur une même coupe, qui provient d'un tissu fixé au sublimé acétique. La différenciation pariétale est ici une bordure en brosse. En *a*, nous voyons régner, au pied de la bordure, une zone chromatique importante. En *b*, c'est-à-dire dans une région voisine de la même coupe, la bande chromatique a disparu à peu près complètement, ne laissant subsister que des granulations assez irrégulières et inconstantes.

Cette zone chromatique se trouve ici sous une simple bordure en brosse. Nous avons donc eu bien raison de n'attribuer aucune valeur biologique spéciale aux zones toutes pareilles que, chez les Tuniciers, nous avons, à deux reprises, rencontrées au pied de cils vibratiles. (*Cf*. pl. XXII, fig. 21, *a*; pl. XXIII, fig. 4). C'est là un ectoplasma, dont les caractères histochimiques sont variables chez un même individu. Ici, il est homogène, ailleurs il sera décomposable en bâtonnets. De même qu'il forme, ici, une couche uniforme qui peut être plus ou moins chromatique, les bâtonnets qu'on verra,

dans d'autres cas, à cette même place, seront plus ou moins sidérophiles.

Le dessin *b* nous montre, au pied du plateau, des granulations irrégulières que nous connaissons déjà pour les avoir représentées, chez la larve de Chironome, dans une région privée de cils vibratiles, (pl. XVI, figure 1, *a*), ou chez le *Pecten*, dans une région partiellement ciliée, pl. XXI, figure 10). On sait que nous attribuerions volontiers la formation de ces granulations irrégulières, à l'action trop brutale du réactif.

Fig. 20. — Fragment d'une cellule prise dans l'intestin grêle du Triton adulte. Fixation au sublimé. Des granulations irrégulières sous le plateau. Même remarque que ci-dessus.

Fig. 21. — Cellule de l'épididyme du Triton adulte. Fixation au liquide de Flemming, pendant une demi-minute, suivie d'une fixation au sublimé acétique, pendant vingt minutes; coloration à l'hématoxyline ferrique. La cellule possède deux noyaux, fait assez commun dans cet épithélium. Les cils sont implantés sur des granulations, placées un peu au-dessous de la surface. Ils traversent donc l'ectoplasma.

PLANCHE XXV

Grenouille, Salamandre, Souris, Amphioxus.

Les figures 1 et 2 représentent des fragments de l'épithélium péritonéal de la Grenouille femelle adulte, observée au moment de la maturité ovarique. On sait qu'à ce moment le péritoine se recouvre partiellement de cils vibratiles, qui sont destinés à agir mécaniquement sur les ovules, tombés dans la cavité générale, et à les conduire jusqu'à la trompe. En même temps que nous avons désiré présenter des figures, suffisamment cytologiques, de cet épithélium, tant normal que modifié par l'apparition des cils, nous avons jugé l'occasion bonne de vérifier spécialement si la loi de Lenhossek, relative aux centrosomes épithéliaux, s'appliquait au cas présent[1].

[1] D'après cette loi, les cellules non ciliées seraient, d'une manière constante, pourvues d'un *kinocentre*, lequel, lorsque la cellule deviendrait ciliée, multiplierait sa substance pour la répartir aux pieds des cils respectifs; la cellule ne garderait aucun microcentre pour son usage général. Ce théorème, dont nous ne voulons pas discuter ici la vraisemblance, n'a, bien entendu, été proposé que comme un corollaire à la

Fig. 1. — Fragments de l'épithélium non cilié. Fixation au sublimé acétique. Dans le dessin *a*, la cellule 3, à partir du haut, renferme, à la place théorique, un diplosome convenable. Aucune des autres cellules n'en présente.

Je possède encore d'autres croquis du même épithélium, montrant que les cellules sont, tantôt munies, tantôt dépourvues de diplosomes. Ici, il m'a paru surtout intéressant, après tout ce que j'ai dit déjà, de dessiner une longue série de cellules consécutives, privées de corpuscules centraux ; puis d'en reproduire un certain nombre, où les corpuscules, sans faire défaut, sont cependant situés autrement que ne l'exigerait la théorie.

Dans ce même dessin *a*, la cellule 5 contient, dans un de ses angles opposés à la face libre, une granulation de forme peu régulière. Si nous examinons le tissu conjonctif sous-épithélial, nous trouvons, vers le bas de la figure, en dessus d'un des noyaux, un diplosome typique. Un autre diplosome, non moins typique, se trouve encore tout près de là, dans le voisinage de l'épithélium.

En *b*, il y a deux granulations contiguës, logées en dessous du noyau. En *c*, chacune des deux cellules contient, à sa base, un diplosome. En outre, la cellule de droite renferme, à côté de son diplosome, une granulation isolée, et, tout contre la surface libre, une granulation allongée qui constituerait encore un centrosome fort satisfaisant. En *d* il y a une granulation sous le noyau. En *e* la cellule de gauche renferme une granulation isolée, logée, comme celle de *c*, à cheval même sur sa pellicule limitante externe. De plus, tout près de l'épithélium, le tissu conjonctif contient tout une série de granulations, que rien ne distingue des précédentes ; deux d'entre elles sont grou-

théorie du centrosome épithélial : pour que le corpuscule central bourgeonne et donne naissance aux granulations basilaires, il est, avant tout, nécessaire qu'il se trouve représenté lui-même dans le cytoplasma de la cellule quiescente. Discuter le corollaire, c'est discuter, du même coup, le théorème.

Nous avons à contrôler les points suivants :

1° Il existe, d'une manière constante, un centrosome dans les cellules non vibratiles ;

2° Il n'y en a plus chez les cellules vibratiles. Pour en tenir lieu, on trouve les granulations basilaires.

Je pourrais faire remarquer que j'ai suffisamment déjà démontré qu'aucune de ces propositions ne correspondait à des réalités. Mais, à propos des figures dont la description va suivre, il y a intérêt à reprendre la question d'une manière tout à fait objective. En effet, sur la même coupe, nous avons ici l'occasion d'examiner, d'une part, l'épithélium originel non cilié, d'autre part, l'épithélium vibratile qui dérive sûrement du précédent.

pées en forme de diplosome. Nous pourrions multiplier ces exemples : la majeure partie seraient défavorables à la théorie du centrosome épithélial.

Donc, la première partie du théorème de Lenhossek est fausse : les cellules non ciliées sont dépourvues de corpuscule central.

Fig. 2. — Le même épithélium, modifié et devenu vibratile. Les noyaux sont sensiblement plus gros, les cellules plus hautes, disposées généralement en deux couches. Ce qu'il y a de remarquable, c'est que les cellules non ciliées étaient nues, au lieu que les cellules vibratiles, en même temps qu'elles développaient une bordure de cils, se sont encore constituées un plateau. Excellente occasion de se rendre compte que le plateau ne dérive pas de la bordure vibratile, ni la bordure vibratile du plateau. Comme, en outre, nous savons fort bien qu'une foule de cellules vibratiles ne possèdent pas de plateau du tout, nous nous faisons une idée parfaitement nette de l'indépendance de ces deux formations : elles peuvent être réalisées, soit à la fois, soit l'une sans l'autre ; elles peuvent encore manquer toutes deux.

Ici la constitution de l'un et de l'autre de ces deux appareils est la conséquence immédiate de l'excitation fonctionnelle, résultant du fait de la maturité ovarique. On pourrait encore se demander si l'excitation agit directement sur la surface épithéliale, par le fait d'une substance spéciale qui serait sécrétée dans le cœlome, ou si les choses se passent d'une façon moins simple. Je penche pour la seconde alternative. En effet les modifications histologiques sont elles-mêmes assez considérables ; en outre, la ciliation ne se produit que sur des trainées qui aboutissent aux trompes ; il semble que des tactismes directs devraient occasionner une ciliation générale.

Les dessins *a* et *b* correspondent à deux degrés de la décoloration par l'alun de fer. Nous parvenons facilement à décomposer la membrane homogène, semi-chromatique, visible en *a* sous les cils, en une bordure en brosse très délicate, pourvue de granulations inférieures typiques. Il est d'ailleurs visible, même en *b*, que les bâtonnets de la brosse restent englués dans une gangue.

Mais laissons de côté ces aspects, qui ne sont plus faits pour nous surprendre, pour rechercher ce que devient la seconde partie du théorème de Lenhossek : les cellules ciliées vont-elles être dépourvues de ces granulations sidérophiles, dont les auteurs font des centro-

somes ? En aucune façon. Sur cinq cellules ciliées, représentées en *a* et *b*, il s'en trouve deux qui renferment les dites granulations. Y a-t-il, d'autre part, quelque fait en faveur d'une loi tout opposée à celle de Lenhossek ? Pourrait-on dire : les centrosomes subsistent dans les cellules ciliées ? Pas davantage, puisque la plupart des cellules vibratiles ne renferment aucun globule sidérophile. Il est vrai que, pour elle toute seule, la cellule *b* en possède deux très beaux ! Quant aux cellules de la couche profonde, quoique non ciliées bien entendu, elles ne possèdent pas plus de corpuscules centraux que la majorité des cellules de la figure 1.

Fig. 3. — Divers fragments de l'épithélium de l'oviducte, pris sur la même Grenouille. Même traitement que précédemment : mêmes résultats, désastreux pour la théorie du centrosome.

Mettons de suite de côté les cellules vibratiles. Un petit nombre d'entre elles montrent des granulations sidérophiles. Exemple : le dessin *i*. Quant aux granulations basilaires des cils, ici elles sont fort belles. Le dessin *a* se rapporte à un cas où elles étaient spécialement nettes. Evidemment elles font penser aux granulations cylindriques du Triton larvaire, planche XXIV, figure 7 ; cependant elles sont peut-être un peu courtes pour qu'on allègue qu'elles sont les homologues d'un plateau complet. D'autre part, étant très persuadé de la contingence de toutes ces structures, je ne craindrais pas de voir ici un stade intermédiaire entre celui où la cellule, privée de plateau, porte des cils pourvus de granulations basilaires simples, et celui où les granulations se développent en haut et en bas des bâtonnets d'un plateau devenu bien apparent[1].

Ce que nous devons examiner, ici, tout particulièrement, ce sont les cellules non ciliées, cellules claires, produisant un liquide albumineux. Il sera très facile, en raison même de leur pâleur, d'y rechercher les granulations sidérophiles.

Le groupe *a* serait favorable à la théorie, très favorable en ce qui concernerait les cellules 1 et 2, un peu moins pour ce qui serait de la cellule 3. En effet, dans la cellule 3, il faudrait écarter arbitrairement la granulation isolée et à cheval sur la pellicule, ainsi que la

[1] Quant à la hauteur du plateau, nous savons qu'elle est susceptible de variations considérables, depuis le plateau minuscule représenté ci-dessus, figure 2, jusqu'à la bordure en brosse géante, haute de 30 μ, que Frenzel a observée chez la larve de *Tenthredo*.

belle granulation solitaire qui avoisine le noyau. Le groupe *b* ne serait pas non plus défavorable à la théorie, si l'on consentait à oublier que quatre cellules sur six ne contiennent aucune granulation. Si l'on nous objectait que les centrosomes de ces quatre cellules se trouvent, soit dans la coupe précédente, soit dans la coupe suivante, je répondrais qu'il serait surprenant qu'il en fût ainsi pour autant de cellules limitrophes, d'autant plus que mes coupes sont faites à 4 ou 5 μ d'épaisseur. C'est là une épaisseur que l'emploi de l'hématoxyline ferrique rend très avantageuse, à cause de la vigueur des indications qu'elle fournit.

Mais, si l'on est peu touché par des arguments tirés de l'absence. dans un certains nombre de cellules, d'une formation qui leur serait pourtant, à tout le moins, aussi essentielle que le noyau, nous allons passer en revue plusieurs cellules, où les granulations sidérophiles pèchent, soit par excès, soit par déformation.

En *c* la cellule de droite renferme trois diplosomes et deux granulations dépareillées. La cellule de gauche, dont le globule sidérophile serait encore satisfaisant, nous achemine cependant vers des granulations tout à fait inacceptables. La cellule *d* mérite une mention spéciale et nous la réservons pour la fin. En *e*, *f*, *g*, *h*, *j*, il est très évident qu'il y a beaucoup trop de centrosomes! En *i*, le caractère de de la figure *c* s'exagère, et nous voyons se constituer un complexe sidérophile tout à fait difforme. La cellule *f* était aussi sur la voie d'une déformation incompatible avec la théorie. Il en est de même de la cellule *k* : non seulement elle jouirait de quatre centrosomes ; mais encore, près de sa paroi supérieure, elle contiendrait un diplosome de forme suspecte. Et cependant, on ne saurait trop y insister, il n'y a aucun motif plausible pour favoriser quelqu'une de ces granulations, au profit de ses sœurs, vraiment jumelles. Ici même, l'alignement des quatre soi-disant centrosomes plaiderait en faveur de leur origine commune.

Revenons au cas si typique de la cellule glandulaire qui fait partie du groupe *d* :

Nous y trouvons un diplosome, à cheval sur un filament moniliforme. Zimmermann nous présente des diplosomes de ce genre. Nous même en avons déjà signalé un, dans les glandes œsophagiennes de l'Arénicole, planche XIX, figure 9. Croit-on vraiment qu'il soit légitime d'assimiler, pour en faire autant d'échantillons d'archoplasma,

deux formations aussi différentes que ne le sont, d'une part les sphérules claires dont les diplosomes épithéliaux sont presque constamment entourés, d'autre part un filament du réticulum cytoplasmique ? Cette assimilation se pratique, au reste, sur une grande échelle, dans la théorie que je combats, puisqu'on homologue les granulations basilaires des cils, organites toujours placés à cheval sur le réticulum, avec les globules cytoplasmiques, logés dans leur sphère claire. Evidemment cette assimilation pourrait paraître acceptable, si la sphère claire était du cytoplasma condensé, particulièrement riche en kinoplasma ; mais précisément c'est le contraire qui est vrai, ainsi qu'il résulte de l'aspect même de ces sphères. D'ailleurs notre appréciation va trouver une confirmation lorsque nous décrirons ce qui se passe chez l'*Amphioxus*.

N'oublions pas la cellule *l*, bien analogue à la cellule *d*. Elle en diffère par un caractère qui n'est pas à son avantage : les granulations, à cheval sur le filament, sont disposées avec quelque désordre. Le filament lui-même ne contracte pas, avec l'axe cellulaire, les relations géométriques qui caractérisaient celui de la cellule *d*. La disposition symétrique des organites, considérés comme des centrosomes, si elle se trouvait réalisée partout, serait la meilleure démonstration qu'on pût nous proposer en faveur de la théorie ; en effet, le rôle dynamique du corpuscule central se trouverait, du même coup, mis en lumière. Malheureusement, le centrosome mériterait bien rarement son nom, chez les cellules épithéliales quiescentes, s'il fallait le reconnaître dans les globules capricieux qu'on veut charger d'en jouer le rôle.

Nous allons pouvoir faire encore subir, au théorème de Lenhossek, l'épreuve de la vérification expérimentale, grâce aux figures 4, 5, 6, qui reproduisent les trois sortes de canalicules, visibles dans le rein de la Salamandre larvaire. Le rein, tout à fait filiforme, sectionné transversalement, à été fixé à l'alcool acétique pendant trois heures.

Fig. 4. — Région dépourvue de bordure en brosse. Il n'y a pas de granulations sidérophiles intracytoplasmiques. Le réticulum est nettement orienté dans le sens longitudinal.

Fig. 5. — Région pourvue d'une bordure en brosse. Au pied des bâtonnets, se rencontrent, d'une manière inconstante, des granulations sidérophiles. Toujours pas de centrosomes. L'alcool acétique

fixe pourtant parfaitement les diplosomes, témoin la figure 5 de la planche XVI. On va voir comme il fixe les granulations basilaires des cils.

Fig. 6. — Canalicule cilié. Les cils sont implantés sur une plaque chromatique, formée réellement par la soudure de toutes les granulations. On s'en rend compte, en examinant la cellule de droite, sur laquelle la bordure chromatique n'est pas absolument continue. Il en est tout autrement lorsque la plaque chromatique est une différenciation propre de la face cellulaire supérieure (*Cf.* pl. XIX, fig. 19 à 22). Il n'y a pas de granulations sidérophiles intracytoplasmiques.

En résumé, l'examen des canalicules rénaux de la Salamandre larvaire renverse le théorème de Lenhossek, par suite de l'absence de centrosomes dans les cellules non ciliées.

Les figures 7 à 10 vont encore une fois conduire à la même conclusion. Elles sont relatives à l'épididyme, ainsi qu'au canal déférent, de la Souris adulte. Les tissus sont parfaitement fixés au liquide de Zenker.

Fig. 7. — Epididyme. Région uniformément ciliée. En dessous du canalicule se voit une couche de fibres circulaires, accollées à celles qui entourent le canalicule voisin.

Pas plus dans ces fibres que dans les cellules elles-mêmes, nous ne voyons le moindre centrosome. Quant aux cils, ils ne possèdent pas de granulations basilaires. Dans la dernière cellule à droite, près de la surface, on découvre une petite granulation sidérophile allongée, à laquelle on ne peut songer à attribuer aucune importance théorique. Les canaux représentés ici sont pleins de spermatozoïdes.

Fig. 8. — Autre région du même épididyme. Le canalicule contient un liquide, dans lequel le réactif a précipité des grumeaux particulièrement chromatiques. Il n'y a ici, ni cils, ni centrosomes. Si l'on doute de la fidélité de mes fixations, on voudra bien se reporter à la figure suivante qui offre à notre examen, et aussi à notre critique, un si grand nombre de globules sidérophiles.

Fig. 9. — Fragment tout voisin du précédent, pris sur la même coupe. Tout à l'heure il n'y avait pas assez de centrosomes, ici, on en trouve assez pour en distribuer entre toutes les cellules qui, ailleurs, en seraient dépourvues.

En outre, il se présente, dans le cas présent, un argument plus imprévu. Dans la cellule 3, nous rencontrons un noyau à l'état de

division indirecte. La figure karyokinétique se montre par un des pôles, où l'on voit un centrosome, réel et fonctionnel celui-là. Les anses chromatiques achèvent leur division et se rapprochent des pôles de la mitose. Or, malgré que cette cellule soit en train de se diviser, elle renferme encore deux granulations sidérophiles. L'une d'elles est un diplosome ; quoiqu'il soit un tant soit peu plus volumineux que ceux, plus typiques, qu'on découvre dans les cellules 1 à 4, il est certainement l'homologue de ces derniers. Nous sommes heureux de pouvoir figurer ici, sur le même fragment d'épithélium, à côté les uns des autres, d'une part l'organe auquel on a voulu assimiler les diplosomes ou autres globules intracytoplasmiques, d'autre part ces diplosomes eux-mêmes. L'inertie de ces derniers n'en éclatera que mieux, étant mise ainsi en parallèle avec la fonction dynamique dont le centrosome vrai est, soit l'agent, soit tout au moins le signe représentatif.

Fig. 10. — Canal déférent de la même Souris. Même traitement. Voici encore des cellules ciliées, dépourvues de granulations basilaires. Il ne faudrait pas interpréter, comme une couche de granulations, les cordons de ciment interstitiel, visibles de face sur quatre de ces cellules.

Il me reste, pour terminer la lecture des planches qui accompagnent ce mémoire, à rendre compte des observations que j'ai faites sur l'*Amphioxus*. Les soi-disant centrosomes se rencontrent ici dans des sphères beaucoup plus vastes qu'ailleurs. Ces sphères sont si bien des vacuoles, qu'elles sont capables de grandir et de dévorer tout le cytoplasma, au point d'englober jusqu'au noyau. J'ai coupé transversalement plusieurs têtes d'*Amphioxus*, fixées au liquide de Zenker, et j'ai examiné, tant l'épiderme externe, que celui des cirrhes buccaux.

Fig. 11. — Coupe transversale d'un des cirrhes buccaux. La section passe par deux mamelons sensitifs symétriques. Au lieu de décrire une à une les cellules de cet épithélium, nous nous bornerons à indiquer les stades successifs par lesquels passent les formations vacuolaires dont nous nous occupons. En outre, ce qui est fort important, nous montrerons de quelles variations les granulations sidérophiles sont ici susceptibles, soit dans leur forme, soit dans leurs dimensions.

Sauf de très rares exceptions, au-dessus de chaque noyau, on

trouve, chez l'individu que nous examinons, une vacuole assez volumineuse. La plupart de ces vacuoles renferment un seul grain sidérophile, de la grosseur d'un centrosome. (Une vacuole, non dessinée ici, en contenait jusqu'à cinq.) Dans un certain nombre de cas, la granulation grandit, tout en s'émiettant et en devenant pour ainsi dire réticulaire ou pulvérulente.

Mais observons spécialement les cellules qui s'allongent pour constituer les mamelons sensitifs des cirrhes : nous voyons les corpuscules sidérophiles s'allonger eux aussi progressivement, en même temps que le noyau. Les granulations, ainsi modifiées, se trouvent le plus souvent à même dans le cytoplasma. Il est parfaitement évident, à l'inspection des préparations, qu'il s'agit ici, quelle que soit la forme de ces divers granules ou concrétions, de productions homologues; car on passe, du globule parfaitement régulier, aux amas informes, par des transitions insensibles.

Examinons la vacuole : coiffant tout d'abord le noyau, la voilà qui grandit et qui s'insinue sur une face latérale de celui-ci, ou même sur toutes deux. Bientôt le noyau n'est plus réuni, au cytoplasma sain, que par un pont étroit; puis il flotte dans la vésicule claire, où il n'a plus qu'à dégénérer, ainsi que la figure 13 nous le montrera.

Il n'est pas rare, ailleurs, dans les cellules muqueuses, de voir le mucus englober le noyau de toutes parts. La figure 8 de la planche XXIV nous en fournissait un exemple. Du moins s'agissait-il alors d'une secrétion bien définie. Chez l'*Amphioxus* au contraire, la dégénérescence est évidemment pathologique, sans qu'il y ait lieu cependant de reconnaître là quelque affection parasitaire.

L'axe du cirrhe est occupé par une formation squelettique creuse, renfermant dans sa cavité un tissu cellulaire. Le cytoplasma de ces cellules forme des ponts fibreux, tendus d'une paroi à l'autre du cylindre.

Fig. 12. — Fragment d'un autre cirrhe, appartenant au même individu. Les aspects des vacuoles et des granulations sont identiques à ce que nous avons vus sur la figure 11. En outre, vers le milieu du fragment d'épithélium représenté, nous remarquons deux cellules qui contiennent chacune une seconde vacuole en dessous du noyau. L'une de ces vacuoles accessoires renferme une paire de globules sidérophiles.

Fig. 13. — Fragment d'épiderme, pris sur la tête du même

individu. La dégénérescence est extrêmement avancée. Sur le fragment représenté, les cellules sont en parties tombées, laissant à nu l'épaisse basale formée de couches superposées [1].

Les éléments qui persistent sont nécrosés. Le cytoplasma a disparu de toute leur portion centrale. Il subsiste la couche sous-cuticulaire striée, probablement parce qu'elle est partiellement cuticularisée elle-même. Un pied, tout ratatiné, rattache la cellule à la basale. La cellule 4 ne renferme plus qu'un reste de noyau. La dernière cellule est vide. Sauf dans la cellule 4, la vacuole contient, soit un ou plusieurs globules, soit une concrétion irrégulière.

Fig. 14. — Quelques cellules épidermiques, observées sur la tête d'un autre individu plus sain. A même dans le cytoplasma, nous apercevons des globules ou des granulations volumineuses. La dernière cellule renferme cinq corpuscules. Il s'agit évidemment des mêmes formations que chez l'individu précédent. Chez celui-là, nous avions déjà constaté que les corpuscules sidérophiles pouvaient revêtir les aspects les plus divers, et, notamment, se montrer dépourvus de vacuole. Ajoutons que chez ce deuxième individu, de nombreuses cellules restent parfaitement intactes. Elles ressemblent alors aux cellules de cette figure 14, aux granules près.

Ici, les éléments sont d'une taille beaucoup plus considérable que chez l'individu précédemment étudié. Il est particulièrement intéressant d'observer les formations pariétales de la cellule. La paroi est différenciée en deux couches. On sait que la couche superficielle est une cuticule. Quant à la couche inférieure, les auteurs anciens, qui la connaissaient seule, la décrivaient comme une cuticule perforée. Plus récemment, on y a vu l'équivalent, soit d'une bordure en brosse, soit d'une bordure alvéolaire. Ce qui est certain, c'est que ce n'est pas une bordure en brosse. Très résistante, nous la voyons rester intacte tandis que le cytoplasma a dégénéré entièrement. C'est une zone, constituée par une substance homogène, que parcourent des bâtonnets fortement sidérophiles, assez irrégulièrement disposés. Ces bâtonnets prennent naissance sur une couche basilaire

[1] Pour la basale, *Cf.* Joseph (**1900**). — Beiträge zur Histologie des *Amphioxus*. (*Arb. zool. Inst. Wien*, XII, 1-32, 2 pl.)

Dans ce travail, l'auteur s'occupe incidemment de la question des centrosomes épithéliaux. Dans une figure du texte, il représente des vacuoles d'une dimension déjà assez notable, et considère comme un centrosome le granule qui s'y trouve contenu. On voit que ces formations sont très répandues chez l'*Amphioxus*.

chromatique ; ils ne se prolongent pas toujours jusqu'à la cuticule superficielle.

Nous avons terminé la première partie de notre tâche, qui consistait à faire connaître au lecteur le matériel de préparations, d'après lequel nous pourrons édifier les argumentations spéciales qui vont suivre. Dans l'exposé de nos recherches, nous nous conformons ainsi à un ordre naturel : il est indispensable, avant de faire l'étude historique et critique d'une série de questions précises, d'avoir présents à la mémoire les résultats d'observations suffisamment étendues. Les problèmes de détail de la cytologie s'éclairent les uns par les autres ; et nous avons, le plus souvent, à rejeter certaines interprétations, non pas parce que les auteurs qui les proposent ont mal observé, mais parce qu'ils avaient limité leur examen à des cas trop spéciaux. C'est ainsi que ce mémoire aura quelque peu le caractère d'une révision.

Les inconvénients qu'il y a opérer de la sorte sont non moins certains que les profits réalisés. Ce que nous gagnons au point de vue des idées générales, est perdu pour l'étude monographique des différents organes ou tissus que nous utilisons pour notre contrôle. Il n'est peut-être pas une seule des questions que nous aurons abordées qui n'eût gagné à être approfondie, tant au point de vue de l'histologie ou de la physiologie qu'à celui de la cytologie comparée. Nous avons dû nous restreindre, afin de parcourir notre programme et d'obtenir des réponses, suffisamment nettes, aux problèmes de cytologie générale que nous mettrons au premier plan dans nos préoccupations.

DEUXIÈME PARTIE

ARGUMENTATIONS SPÉCIALES

Historique, Critiques et Expériences.

CHAPITRE PREMIER

L'APPAREIL PARIÉTAL PROTECTEUR.

On disposera ici l'étude des différents modes sous lesquels se présente l'appareil protecteur de la cellule épithéliale, dans un ordre tel, que l'on rencontre, tout d'abord, les appareils faits de cytoplasma bien vivant, puis ceux qui sont le fruit de différenciations dégénératives de la substance cellulaire. Nous commencerons donc par les plateaux pour finir par les membranes et cuticules[1].

Quant au mot même de plateau, son sens est assez vague. L'école de Carnoy définit un plateau, comme un couvercle, propre à la cellule même qui l'a façonné, au lieu que les membranes et cuticules appartiennent indistinctement à l'épithélium formateur, dans son ensemble. Les plateaux comprennent les bordures en brosse et les bordures spumeuses.

§ I. — La bordure en brosse.

On dit qu'il existe une bordure en brosse, quand le plateau est décomposable en bâtonnets ou poils, dressés perpendiculairement sur la surface libre de la cellule. Ces éléments du plateau peuvent être agglutinés ou indépendants, cylindriques ou coniques.

A. *Idée générale de la bordure en brosse.*

Nous ne placerons ici aucun historique général de la question ; en effet, la bordure en brosse ne comporte plus d'historique de ce genre, depuis que le fait même de son existence est parfaitement classique. Contentons-nous de rappeler que, les premiers, Brettauer et Steinach

[1] Nos recherches n'ont pas porté sur les épithéliums cornés.

(**1857**), et Leydig (**1857**), ont su décomposer des plateaux striés en poils accolés, cela soit dans l'intestin des Mammifères, soit dans l'estomac de l'*Helix hortensis*.

D'ailleurs, au cours de ce chapitre, lorsque nous envisagerons la bordure en brosse à des points de vue spéciaux, nous aurons, au fur et à mesure, l'occasion de citer la plupart des travaux intéressants qui ont été faits sur la question. L'historique se trouvera, de la sorte, reconstitué par fragments.

Les idées qui étaient les plus classiques, dans ces dernières années, sont assez bien caractérisées par cette phrase d'Henneguy (**1896**) : « Pour ma part, je serais assez disposé à admettre l'existence des bordures en brosse dans toutes les cellules à plateau, et à croire que le mucus coagulé par les réactifs à la surface des cellules vient souvent à en masquer la vraie nature. » Ainsi donc, tous les plateaux seraient des bordures en brosse. Mais, en outre, il y aurait une tendance à ramener, à leur tour, toutes les membranes à des plateaux. C'est ce que constatait F.-E. Schulze (**1896**), en nous disant : « Autrefois, on voyait partout des membranes, tandis qu'aujourd'hui on n'en voit que très rarement. »

C'est principalement dans le rein qu'on a appris à connaître la bordure en brosse ; nous avons résumé, dans l'*Année biologique* (**1899**), les travaux exécutés sur cet objet.

Dans ce premier paragraphe, nous nous proposons tout d'abord de faire connaître, d'une manière rapide, les principales erreurs qui ont été commises, récemment encore, à l'égard de la bordure en brosse. Après quoi, nous signalerons comment, des exposés faits par quelques cytologistes, il pourrait résulter certaines confusions, tenant aux termes qu'ils ont employés. La notion de la bordure en brosse se trouvant fortifiée de la sorte, il y aura lieu ensuite de montrer comment elle laisse néanmoins subsister intacte celle de cuticule striée, notion que plusieurs voudraient aujourd'hui écarter complètement, au profit exclusif de la bordure en brosse. Enfin, nous indiquerons que tous les plateaux ne sont pas des bordures en brosse. La phrase d'Henneguy, citée plus haut, se trouvera, de la sorte, pour ainsi dire, commentée, en ce que nous aurons montré ce qu'elle a d'un peu trop exclusif.

La bordure en brosse n'est pas faite de pseudopodes activement mobiles. Nous examinerons cette question dans le paragraphe *B*.

lei, nous voulons simplement rappeler l'erreur commise par Thanhoffer (**1874**), non seulement parce qu'elle était très typique, mais parce que Verworn (**1895**), dans son grand ouvrage récemment traduit dans notre langue, a considéré comme légitimes les vues de cet auteur déjà ancien. (*Cf.*, Verworn, éd. allemande, p. 151, fig. 44, *B*). Thanhoffer passe généralement pour avoir dit que le plateau des cellules intestinales, chez les Vertébrés, est fait de pseudopodes actifs, chargés d'aller englober les gouttelettes graisseuses de l'intestin. En réalité, il a dit qu'il n'y avait pas de plateau du tout ; que ce que nous prenons pour tel serait un rebord coronal saillant, constituant, lorsqu'on examine la muqueuse en coupe optique, un bourrelet brillant. La partie centrale de la paroi libre serait en contre-bas et à nu. C'est de là qu'émergeraient les pseudopodes actifs. La description est complètement fausse. Toutefois, l'auteur affirme avoir vu ses pseudopodes, et, comme d'autres ont revu quelque chose d'analogue, il se pourrait qu'ils existent réellement, mais alors ils traverseraient le plateau dans les intervalles des bâtonnets. *Cf.*, Zimmermann (**1898**).

Naturellement, la bordure en brosse n'est pas faite d'une couche de gouttelettes de sécrétion. Les idées de Ch. Simon (**1898**) et de Trambusti (**1898** et **1899**), quoique modernes, sont périmées. Je ne nie point que ces auteurs n'aient vu des gouttelettes, mais elles étaient le fait d'une altération et, loin de représenter le plateau, elles le masquaient. (Je me demande si, croyant voir des pseudopodes, Thanhoffer n'aurait pas vu des gouttelettes d'altération, agglutinées avec débris alimentaires.)

La bordure en brosse qui, depuis les recherches multiples de Frenzel, est parfaitement connue chez les Arthropodes, n'y constitue, pas plus qu'ailleurs, une *intima* homogène, encore moins est-elle une membrane chitineuse. Il est vrai que chez eux, sur les tissus vivants, la bordure en brosse peut sembler homogène ; mais ce n'est là qu'une apparence et, même alors, elle n'en est pas moins structurée. (*Cf.* ma pl. XV, fig. 10.) Quand donc Leydig (**1883**) nous dit que, chez les Insectes, normalement, le plateau (l'*intima*), serait homogène et que, dans certaines conditions, il se décomposerait en poils, s'il veut parler des aspects, il a raison ; s'il veut faire entendre que la structure même est généralement homogène, il se trompe. Raschke (**1887**) commettait la même erreur.

Cependant, les Arthropodes possèdent bien, dans leur intestin moyen, très fréquemment, une formation cuticulaire homogène : c'est la membrane péritrophique ; mais cette membrane n'adhère pas au plateau ; ce n'est pas une *intima*. Néanmoins Anglas (**1900**) confond ces deux formations, dans son texte, et méconnait le plateau dans ses dessins. (V. sa pl. XX, fig. 21 et 22.) Voici ce qu'il écrit : « Un revêtement chitineux limite les plateaux cellulaires de la face qui borde la lumière de l'intestin. Cette production a été parfaitement étudiée par Van Gehuchten... Ici encore ce revêtement est parfaitement continu, chez les *Vespidæ* comme chez les Abeilles. Sur ces dernières, ainsi que sur les Frelons, nous avons souvent remarqué une disposition particulière de la chitine, déjà signalée ailleurs : ce sont des stries perpendiculaires à la surface libre ; il semble que la chitine soit sillonnée de canalicules courts et nombreux qui permettent mieux les échanges nutritifs ou excréteurs. » (p. 414.) La première partie de la phrase s'applique à la membrane péritrophique, la seconde ne peut s'appliquer qu'au plateau strié, lequel se trouve ainsi faussement assimilé à la membrane péritrophique et considéré comme chitineux.

Van Gehuchten (**1890**) a commis certaines confusions entre la bordure en brosse et l'ectoplasma strié situé par-dessous. Nous reparlerons de ces confusions à propos de cette dernière formation.

Malgré ces diverses erreurs, dont quelques-unes sont encore toutes recentes, la notion de bordure en brosse est désormais classique. Toutefois, nous allons voir comment, par l'emploi de certains termes, Studnicka et Prenant risqueraient d'obscurcir cette notion.

Studnicka (**1899**) établit, comme un principe, qu'il n'y a de bordures en brosse que dans le rein et l'intestin des Vertébrés. Tout le reste des formations analogues, qu'on retrouve chez les Invertébrés, devrait porter le nom de bordures de cils immobiles. Il nous est impossible de comprendre cette distinction, à moins que l'auteur ne pense que, chez les Invertébrés, au lieu de rencontrer des véritables plateaux, plus ou moins englués par une gangue, plateaux qu'il appelle, comme tout le monde aujourd'hui, des bordures en brosse, on rencontre exclusivement ces bordures de poils coniques indépendants, qui sont, pour nous, des bordures en brosse ciliformes, et auxquels il tiendrait à réserver le nom de cils immobiles.

Si telle est sa pensée, il est dans l'erreur. En quoi les plateaux que

nous avons figurés planche XV et XVI diffèrent-ils des bordures en brosse des Vertébrés? On trouve chez les Arthropodes, chez les Vers (*Cf.*, ma pl. XIX), des plateaux, englués ou non, tout à fait normaux. A partir de ces plateaux, on passe au cas des bordures de poils coniques, par des transitions insensibles. Studnicka, chez l'*Ascaris*, figure une bordure, à laquelle il donne le nom de bordure de cils immobiles. Moi je figure, planche XIX, à cette même place, une bordure de bâtonnets englués. Van Gehuchten (**1893**), chez l'*Ascaris*, a tellement bien trouvé cette bordure, engluée par une gangue, qu'il a vu les vésicules d'altération, considérées par lui comme physiologiques, soulever en bloc le plateau. (*Cf.*, ma pl. XIX, fig. 4). Nous avons examiné des reins de *Carcinus mœnas* : le plateau, sur le tissu vivant, ne diffère nullement d'un plateau rénal, observé chez un Mammifère. En résumé, la distinction que propose Studnicka ne correspond à rien de réel.

Prenant (**1899** *a*) ne songe pas à créer une pareille distinction, dans les faits ; mais, dans les termes, il en établit une tout de même, et, ce qui est curieux, à l'inverse de ce que propose Studnicka. Nous devons signaler cette source de confusion, afin de poser la question clairement, dès le début de notre étude. Prenant, quand il veut parler des bordures en brosse relativement basses, à bâtonnets bien cylindriques et plus ou moins englués dans une gangue, emploie le mot de plateau strié. Quand il veut faire allusion à ces mêmes plateaux, dont les bâtonnets sont devenus ciliformes, il emploie le mot de bordure en brosse. Qu'on dise comme on voudra, pourvu qu'il soit bien entendu que toutes ces formations sont homologues, interchangeables, qu'elles se retrouvent sur des épithéliums équivalents, ou même chez des cellules voisines, examinées sur le même épithélium (*Cf.* notre pl. XV, fig. 10).

D'autre part, comme tous les plateaux ne sont pas faits de bâtonnets, qu'il y en a qui paraissent striés et qui réellement sont alvéolaires, j'estime qu'il y a lieu, toutes les fois qu'on sait qu'un plateau est fait de bâtonnets, d'employer explicitement le terme de bordure en brosse. Quand les bâtonnets ressembleront à des cils, on dira : bordure en brosse ciliforme.

Si d'ailleurs nous voulions employer le langage de Studnicka, nous tomberions dans certaines erreurs. Une bordure en brosse ciliforme ne doit pas être confondue avec des cils immobiles. Nous avons

montré, à propos du Chironome, qu'une bordure en brosse est, fondamentalement, une différenciation pariétale protectrice, caractéristique d'un épithélium déterminé. Dans une région d'une certaine étendue, toutes les cellules contiguës présenteront cette différenciation. Si, au contraire, on rencontre un épithélium à cellules nues, et que quelques-unes seulement portent des poils non vibratiles (*Cf.* pl. XVI, fig. 8), il sera tout naturel de réserver, pour ces poils qui ne constituent nullement un plateau, le mot de cils immobiles.

Nous connaissons encore un cas, où il est fort utile de distinguer nettement la bordure en brosse et les cils immobiles. En examinant l'intestin d'un petit Oligochète insuffisamment déterminé, qui peut-être appartenait au genre *Nais*, nous avons découvert, tout au début de l'intestin, une chambre bien délimitée, dans laquelle débouche l'œsophage. Cette chambre, à parois musculaires, porte une bordure de longs cils immobiles. Ici nous ne pouvons pas employer le mot de bordure en brosse ciliforme. En effet, les cils sont un peu écartés à leur base et fixés chacun sur un petit mamelon. Entre les pieds des cils, la paroi est nue ; donc la cellule ne possède pas de plateau ; par suite, il n'y a pas là de bordure en brosse. Nous n'avons pas reproduit cet épithélium dans nos planches, parce que notre observation est restée incomplète, au point de vue cytologique, comme au point de vue taxonomique, et que, depuis que nous l'avons faite, nous n'avons plus retrouvé ces animaux. Tandis que les poils coniques, les cils, de cette chambre spéciale de l'intestin restaient parfaitement immobiles, les cils de l'œsophage, ainsi que ceux de tout le reste du tube digestif, vibraient activement. Nous avons eu entre les mains une douzaine d'individus, qui nous ont tous fourni des résultats concordants. Mais nos fixations ont insuffisamment réussi.

Ainsi donc le mot de bordure en brosse désigne une formation parfaitement caractérisée. Il s'agit d'un plateau, décomposable en bâtonnets, lesquels sont cylindriques ou ciliformes, englués ou libres, peu importe.

Mais qu'arrive-t-il quand ils sont englués par une gangue dense? C'est que cette gangue devient une véritable cuticule. Nous nous sommes rendu compte, chez le Chironome, que cette gangue était un produit de la cellule et n'avait rien à voir avec le contenu de l'intestin. Si donc le plateau est une bordure en brosse, par le fait de

ses bâtonnets, il devient une cuticule striée, par le fait de la gangue intercalaire. Bien mieux, par le fait de cette gangue, qui intéresse uniformément des surfaces parfois considérables de l'épithélium, la bordure en brosse ne mérite même plus la dénomination de plateau, au sens de l'école de Carnoy! (*Cf.* aussi, à propos des Tuniciers, notre pl. XXIII, fig. 13). Voilà qui nous avertit que, tout en sachant fort bien ce que c'est qu'une bordure en brosse, nous devrons nous montrer très éclectiques, quand nous aurons à apprécier la terminologie adoptée dans des travaux, anciens ou récents, où il aura été parlé des cuticules striées ou perforées : perforée, notre gangue l'est réellement pour le passage du bâtonnet, tout comme certaines cuticules, que nous avons citées dans notre première partie (pl. XIX, fig. 5, pl. XXI, fig. 24), sont perforées pour le passage des cils.

Puisque la notion de la bordure en brosse ne détruit pas celle de cuticule perforée, nous n'avons aucune critique à formuler à l'égard d'Apathy (**1887** et **1897**), de Lenhossek (**1898**), quand ils emploient cette dernière expression. La vieille querelle entre les partisans de la cuticule et ceux de la bordure en brosse est à peu près sans motif. Elle doit s'éteindre. De même qu'à un bout de la série les bordures en brosse deviennent pareilles à des bordures de cils, à l'autre bout, elles sont effectivement des cuticules.

Nous retrouvons cependant encore un écho de cette querelle dans les critiques que Prenant (**1899** *a*), adresse à Flemming (**1870** et **1898**), ainsi qu'à son élève A. Wolff (**1898**), en se plaignant que ces deux auteurs ne tiennent pas compte des travaux récents et parlent encore des « expansions délicates du protoplasma cellulaire qui pénètrent plus ou moins profondément dans le plateau cuticulaire » (p. 30). Voici ce dont il s'agit.

Flemming, dès **1870**, avait aperçu la cuticule, délicatement striée, qui recouvre les tentacules d'*Helix*. Désireux de prouver qu'il existait des plateaux striés en dehors des épithéliums intestinaux et que, par suite, on n'était pas fondé à dire que, dans l'intestin, les plateaux striés étaient organisés spécialement en vue d'une absorption de la graisse en nature, il transmit son matériel à A. Wolff qui confirma les résultats obtenus par Flemming. Tout en prononçant le mot de cuticule striée, Wolff ajouta que parfois on trouvait des poils qui divergeaient d'un seul point, à la façon des brindilles d'un petit

buisson. Cela posé, ces deux auteurs ont-ils eu sous les yeux une vraie bordure en brosse très engluée? C'est possible: mais il se peut qu'ils aient observé des formations plus franchement cuticulaires encore, des formations qui ne fussent plus du tout des bordures en brosse. (*Cf.* ce que nous avons décrit sur les tentacules palléaux du *Pecten*, pl. XXI, fig. 8 et 11, ou sur l'épiderme de l'*Amphioxus*, pl. XXV, fig. 14). Il n'y a donc pas de procès de tendance à faire à Wolff [1].

Les bordures en brosse passent aux cuticules, de par la gangue intercalaire. Elles contractent encore, avec les cuticules, des relations d'un autre genre, lorsqu'elles supportent elles-mêmes une cuticule homogène. Cf. Vejdovsky (**1894**) qui a reconnu le fait sur l'épiderme du *Gordius* jeune. Studnicka (**1899**) qui le signale à propos du *Balanoglossus* et de la *Patella*. Je renvoie encore à ma planche XV, figure 3, dans laquelle on voit une bordure en brosse typique subsister sous une épaisse cuticule, et à ma planche XXI, figure 19 *b*: là je montre, à propos des cellules d'angle, observées sur la branchie de l'Anodonte, qu'une mince cuticule recouvre les interstices d'un plateau, lequel représente une bordure en brosse modifiée.

Enfin, en terminant ce paragraphe, nous rappelons l'existence des bordures spumeuses. Ce sont bien des plateaux, puisque la part de chaque cellule dans leur confection reste nettement marquée, mais ce ne sont pas des bordures en brosse, puisqu'elles ne sont pas faites de bâtonnets cytoplasmiques parallèles; ces mêmes bordures spumeuses deviendront des membranes structurées, si les cordons de ciment interstitiel disparaissent. Elles représentent une différenciation moins avancée que la bordure en brosse et paraissent résulter simplement d'une modification histochimique du liquide contenu dans les mailles du réticulum. Nous voilà bien loin des bordures en brosse, et nous nous rendons compte combien il serait excessif de ramener à ce type unique la totalité des plateaux cellulaires.

[1] Quant à Flemming (**1898**), nous reconnaissons que, étant donné le motif particulier en vue duquel il a conseillé à Wolff d'entreprendre ses recherches, il s'est exposé à quelques critiques. Si, en effet, il avait bien connu l'identité des plateaux intestinaux avec les bordures en brosse rénales, par exemple, il aurait été suffisamment convaincu que ces formations n'étaient pas spécifiquement appropriées à l'absorption de la graisse en nature et n'aurait pas eu besoin de provoquer de nouvelles recherches à cet égard.

B. Les bâtonnets de la bordure en brosse sont-ils contractiles ?

Nous ne nous occupons pas ici des recherches relatives aux pseudopodes que la cellule peut émettre, soit par sa paroi superficielle nue, soit entre les bâtonnets d'une bordure en brosse constituée [?] (Zimmermann, **1898**). Nous nous demandons si les bâtonnets même de la bordure en brosse sont susceptibles d'éprouver des déformations actives.

Benjamins (**1875**) et Reuter (**1901**) se prononcent explicitement pour la négative.

Fortunatow (**1877**), observant des épithéliums intestinaux de la Grenouille, dans l'humeur aqueuse de cet animal, après une grande quantité d'essais infructueux, a constaté des déformations actives des bâtonnets, dans deux cas seulement. Le mouvement lui parut incontestable et dura cinq à six minutes. Ce mouvement n'aurait pas une véritable importance fonctionnelle.

Nussbaum (**1878**) (V. sa note p. 587), en même temps qu'il découvrit la bordure en brosse dans le pronephros et le mesonephros des Amphibiens et des Poissons, affirma avoir vu vibrer les poils de cette bordure, dans le rein du Triton et de la Grenouille.

R. Heidenhain (**1888**) professe une opinion qui implique la contractilité des bâtonnets. Il pense que la brosse se compose de bâtonnets, noyés dans une substance intermédiaire. Si la bordure apparaît homogène, c'est que les bâtonnets sont rentrés dans le sein du cytoplasma. Je n'admets pas cette interprétation. En effet, des plateaux homogènes, sur le vivant, se montrent, sur les coupes, formés de bâtonnets, d'après les observations que j'ai faites chez la larve de Chironome. Les bordures, homogènes d'aspect, sont celles où les bâtonnets sont invisibles, pour des raisons tenant à la réfrangibilité de la gangue.

Mingazzini (**1889**), dans l'intestin des larves des Lamellicornes phytophages, a vu les bâtonnets de la brosse animés d'un mouvement propre très lent. Nous nous demandons si ces bâtonnets, longs et flexibles, ainsi qu'il arrive aux bordures en brosse ciliformes, ne s'inclinaient pas sous la pression de courants établis dans le liquide intestinal.

Wiedersheim (**1883**) estime aussi que les bâtonnets de la brosse sont contractiles. Son opinion est analogue à celle de Fortunatow.

M. Heidenhain (**1899**) fait observer que son père a rencontré des bordures en brosse de hauteurs très variables, et en induit que les bâtonnets devaient être capables de s'allonger activement.

Le même M. Heidenhain rappelle que son père, en traitant des cellules par du sulfate de magnésie à 10 ou 20 0/0, a, non seulement obtenu des bourgeons épithéliaux (comme C. Schmidt, **1882**), mais a réussi, par ce moyen, à accroître considérablement la longueur des bâtonnets. C'est là un processus pathologique.

Voici maintenant mon opinion. La hauteur d'une bordure en brosse est, en règle générale, quelque chose de spécifique ; tel organe est caractérisé par l'aspect de son plateau, tout comme par ses autres caractères structuraux. Il y a évidemment des variations, mais, normalement, elles sont peu importantes. Les exceptions présentent toujours un grand intérêt : parfois, d'un bout à l'autre du ventricule chylifique, section II, chez le Chironome larvaire, la hauteur croît ou décroît régulièrement. Plus rarement, dans cette même région, la hauteur du plateau subit des variations brusques, d'une cellule à sa voisine, ou encore sur la surface d'une même cellule, *Cf.* planche XV, figure 9.

Eh bien, ce qui est favorable à l'interprétation de M. Heidenhain, c'est ce dernier cas seulement. Tous les autres nous obligent de conclure en sens inverse. Sans doute le bâtonnet de la brosse est, dans son origine, un pseudopode, tout comme un cil ; mais c'est un pseudopode, fixé dans une structure déterminée. La preuve que ce pseudopode perd toute indépendance et se plie à des ordres qu'il reçoit du cytoplasma en même temps que ses voisins, non seulement de la même celllule, mais de l'organe tout entier, c'est la constance de la hauteur de ces bâtonnets sur des étendues considérables et même la spécifité de cette hauteur dans des cas fréquents.

L'exception, qui réside dans une variation lente et progressive de la hauteur quand on passe d'une extrémité à l'autre de l'organe considéré, confirme explicitement la règle. En effet, seule une variation progressive dans le métabolisme général peut conduire à ce résultat.

La bordure en brosse obéit donc à l'influence de la coordination trophique qui guide l'épithélium constitutif d'un organe dans sa

croissance générale, ainsi que dans l'établissement des dispositifs de détail qui le caractérisent. Elle est l'expression des propriétés spécifiques d'un cytoplasma déterminé. Si, au contraire, chaque bâtonnet était, normalement, dans sa forme et sa hauteur, à la seule merci des tactismes locaux, les choses se passeraient tout autrement.

Mais, en même temps que de la règle précédente, il faut tenir compte des exceptions. Pour ma part, je n'ai jamais, dans l'intestin du Chironome larvaire, même examiné en pleine digestion, constaté le moindre mouvement pseudopodial des bâtonnets du plateau. Je ne songe pas à nier que, dans certains cas, les bâtonnets ne soient capables de mouvements de ce genre : mais je ne connais pas de cas de ce genre. De même, je suis le premier à signaler, commes possibles, des brusques variations de hauteur de la brosse, d'une cellule à sa voisine. Qu'est-ce que cela prouve ? Que les bâtonnets sont faits de cytoplasma parfaitement vivant. Tout en étant soumis à la coordination trophique générale, ils sont soumis, plus immédiatement, à l'influence trophique individuelle de la cellule dont ils font partie, et cette influence peut apporter un trouble dans l'ordonnance du métabolisme général. Les variations de ce genre caractérisent à nos yeux la part d'activité physiologique propre, dont est capable chacun des éléments, en raison des circonstances accidentelles de son fonctionnement particulier.

C'est de la même façon que certaines cellules du Chironome larvaire porteront des cils vibratiles, quoique leurs voisines n'en possèdent pas, ou que, dans la section III du ventricule chylifique, quelques-unes émettront des cils immobiles. Encore ces variations de hauteur, propres à certaines bordures en brosse, me paraissent elles être également quelque chose de structural et de fixe. Je n'y voit pas du tout l'indice que les bâtonnets soient capables de modifier activement leur hauteur, plus ou moins fréquemment.

Voilà pour les variations de hauteur. Que faut-il penser de la contractilité, de la vibratilité propre des bâtonnets de la brosse ? Pour moi, elle est tout à fait exceptionnelle. De même que le cytoplasma d'une cellule est capable d'émettre des cils vibratiles, celui des bâtonnets, qui est assez vivant pour émettre, lui aussi, un cil vibratile par son extrémité libre, peut, une fois allongé en forme de poil conique, devenir contractile. C'est là précisément ce que

montre la figure 10 de ma planche XV. J'ai ajouté que je n'avais observé le fait que chez un seul individu.

En résumé, les exceptions ne doivent pas nous empêcher de proclamer que la bordure en brosse est une formation, avant tout, protectrice, soumise normalement à une coordination morphogène très rigoureuse, et fixée, dès lors, dans sa forme et sa hauteur. La nature, laissée à elle-même, nous présente quelques exceptions à cette règle. Les expériences de R. Heidenhain prouvent que nous pouvons troubler, nous aussi, les conditions générales du métabolisme ; notre intervention aboutit alors à créer une monstruosité biologique. C'est là ce que nous faisons, toutes les fois que nous dérangeons artificiellement les conditions générales de l'équilibre dynamique, et que nous assurons, pour un temps plus ou moins prolongé, une influence prépondérante aux tropismes et tactismes, par rapport aux causes centrales. Ce mode de procéder a ses avantages; il ne présenterait d'inconvénients sérieux que s'il nous empêchait de reconnaître le travail des causes centrales, ainsi frappé d'une inhibition momentanée.

C. La bordure en brosse et l'activité de la cellule.

Nous nous demanderons, tout d'abord, si la bordure en brosse est fonction de l'activité sécrétrice, si elle subit des changements en rapport avec les phases de cette activité. Nous laisserons ici de côté tous les travaux qui se rattachent à la théorie vésiculaire de la sécrétion, travaux que nous retrouverons plus loin.

Brettauer et Steinach (**1857**) ont pensé que, pendant l'absorption des graisses, la bordure en brosse s'amincit et perd sa striation.

Nussbaum (**1878** *b*), à propos du rein, pensait que la bordure en brosse n'était développée que lors de l'activité de la cellule.

Tornier (**1886**) était du même avis.

Van Gehuchten (**1890**) croyait qu'il existait trois sortes de plateaux. Lorsque la cellule ne possédait ni fonction sécrétrice ni fonction résorbante, le plateau devait être limité par une membrane, en dessus et en dessous. Le plateau des cellules sécrétantes aurait été formé de poils libres par en haut, insérés à leur base sur une membrane pourvue d'épaississements aux points nodaux. En revanche, on aurait reconnu le plateau des cellules absorbantes à ce qu'il eût été recou-

vert d'une membrane superficielle très évidente, tandisque, du côté du cytoplasma, rien ne l'aurait limité. Nous ferons remarquer à ce propos que les plateaux de la première catégorie de Van Gehuchten sont des bordures en brosse engluées, ou encore des bordures en brosse, par-dessus lesquelles court une fine cuticule. Des cellules, actives au point de vue des échanges à opérer avec le milieu ambiant, peuvent parfaitement être munies de bordures en brosse engluées par une gangue. Si les cellules de la seconde catégorie ne devaient pas pouvoir jouer un rôle absorbant, ni la section I, ni la section II du ventricule chylifique du Chironome larvaire ne posséderaient cette fonction. Quant à la troisième catégorie, elle correspond à des cellules qui, en réalité, sont dépourvues de plateau, et ce que l'auteur prend pour un plateau, c'est l'ectoplasma strié.

Adlerz (**1890**) nous dit que la brosse des cellules au repos est homogène, qu'elle devient striée au début de la sécrétion et qu'elle disparaît dans les phases de grande activité. (Cité par Rengel, **1896**).

Rengel (**1896**), chez *Tenebrio molitor*, a rencontré des brosses transformées de façons diverses. Tantôt on voyait les poils agglutinés en en sortes de piquants. Tantôt les bâtonnets se décomposaient en granules alignés. Tantôt la brosse n'était plus qu'une substance granuleuse. Enfin l'épithélium pouvait être tout à fait nu. Quoiqu'il n'ait pas eu la possibilité d'entrer dans tous les détails des observations d'Adlerz, il lui semble que les vues de ce dernier sont justifiées.

Nous nous rappellerons, à ce propos, que Rothstein (**1891**) avait déjà décrit des brosses granuleuses. (Cf. ma *Revue sur les canalicules rénaux*, p. 285, fig, 36). Nous ne devons pas hésiter à voir là les effets de fautes de technique.

Théohari (**1899** et **1900**) voit la brosse généralement homogène après le traitement par le liquide de Flemming et finement striée après l'alcool acétique. Quand les animaux ont été pilocarpinisés, la brosse est grossièrement striée et il lui semble que cet aspect caractérise l'état de fonctionnement exagéré. Nous ferons simplement observer que l'alcool acétique est un réactif très supérieur au liquide de Flemming, pour ce qui est du cytoplasma et du plateau. Quant à la pilocarpine, elle altère évidemment les caractères normaux de la bordure en brosse. Il ne faut pas commencer par mettre une cellule dans un état pathologique pour savoir de quelle façon elle accomplit son travail normal.

M. Heidenhain (**1900**) nous montre ce que devient, chez les Vertébrés, la bordure en brosse, quand la cellule subit la dégénérescence muqueuse. Il estime que les bâtonnets commencent par s'allonger, puis s'écartent irrégulièrement, par suite de la distension du plateau. Dans le protoplasma se creusent quelques vacuoles. Enfin les vestiges du plateau forment quelques stries à la surface de la cellule.

On pourra comparer mes planches XXII, figures 22, 23, et XXIV, figure 7. On y observera des phénomènes de dégénérescence muqueuse qui, naturellement, étant examinés sur des épithéliums tout autres, diffèrent, dans le détail, de ce qu'a vu Heidenhain.

Cette observation d'Heidenhain nous a éloignés des conditions physiologiques normales. Revenons à ce qui se passe lorsque la cellule se trouve en bonne santé.

Tout d'abord, pour ce qui est de la présence du plateau, dans les différents stades de l'activité cellulaire, nous savons que la bordure en brosse ne disparaît en aucun cas, tant que la cellule n'a pas dégénéré. *Cf.* Lorenz (**1888**), Sauer (**1895**). Nous sommes entièrement de l'avis de ces auteurs, contrairement à l'opinion acceptée par Prenant (**1899** *a*), voir sa page 24.

Quant aux aspects divers que revêt la bordure en brosse sur les préparations, aspects que Meves (**1899**) a aussi constatés, ils tiennent à l'action variable des réactifs, et aussi, sans doute, aux proportions inconstantes de la gangue qui existe entre les bâtonnets.

Ces changements résultent-ils de variations dans l'activité de la cellule? Nos recherches sur la larve de Chironome permettent de répondre par la négative. En effet, nous y avons observé la bordure en brosse sur les cellules les plus diverses, au point de vue de la fonction : dans le proventricule, sur les cellules mères de la membrane péritrophique, ainsi que sur les cellules glandulaires des saccules; au niveau du rétrécissement qui précède le laminoir chitineux, sur des cellules cubiques qui ont chance de ne rien sécréter du tout; sur des cellules qui sécrètent la bague externe du laminoir; sur les cellules de la région I du ventricule chylifique, cellules dont le véritable rôle nous est inconnu, mais qui, toutefois, semblent chargées d'une fonction de résorption; sur les cellules de la longue région II du ventricule chylifique qui, a en juger par la figure 7 de la planche XVI, semblent sécréter, et qui d'autre part, au moins en partie, ne peuvent moins faire que d'absorber : enfin sur les cellules des tubes

de Malpighi, dont le caractère rénal n'est guère discutable et qui, en tout cas, éliminent instantanément les substances colorantes dissoutes, introduites dans le cœlome. En résumé, voilà une liste de cellules très diverses, qui portent, les unes comme les autres, la bordure en brosse : toutes ces bordures en brosse ont les mêmes caractères essentiels.

En second lieu, il est facile de faire des observations comparatives, d'une part, sur des larves en parfait état, ayant l'intestin plein de substances alimentaires, d'autre part, sur des larves ayant jeûné huit ou quinze jours et conservées dans de l'eau très renouvelée. Chez les unes comme chez les autres, dans toutes les régions précitées, excepté dans la section II du ventricule chylifique, la bordure en brosse est toujours semblable à elle-même. Quant à cette section II, c'est là qu'on trouve des brosses homogènes à côté de brosses striées ou ciliformes. Mais ces divers aspects se rencontrent aussi bien sur les larves en pleine digestion que sur celles qui ont jeûné.

Nous aboutissons donc, dans ce paragraphe *C*, aux mêmes conclusions que dans notre paragraphe *B* : la bordure en brosse est en rapport avec l'architecture même de la cellule. Elle ne dépend pas de l'activité physiologique ; elle ne nous renseigne, ni sur la nature, ni sur l'intensité de cette activité.

L'intérêt de la question que nous traitons, dans le paragraphe actuel, provient en grande partie des conséquences qui découlent du fait que l'aspect de la bordure en brosse est indépendant des fonctions de la cellule.

En effet, nous disons que les bordures en brosse compactes s'observent très bien sur des cellules qui sont sûrement en voie d'effectuer des échanges osmotiques avec le milieu extérieur ; d'ailleurs, les bordures en brosse, à bâtonnets visibles, sont à peu près équivalentes à celles qui paraissent homogènes, en ce sens qu'il y a toujours une proportion plus ou moins forte de gangue déposée entre les bâtonnets. S'il en est ainsi, ce serait se faire, de la bordure en brosse, une idée fausse, que de penser que les échanges osmotiques se font par les intervalles des bâtonnets. Ils doivent s'effectuer à travers la paroi distale du cylindre que constituent ces derniers. Ce qui d'ailleurs prouve que la substance du bâtonnet est parfaitement vivante, c'est que le bâtonnet est capable de se prolonger en un cil vibratile.

Nous aboutissons ici à une conception de la bordure en brosse, inverse de celle qu'on pourrait proposer, si on estimait que les bâtonnets sont des sortes de prolongements inertes, chargés simplement de préserver, contre tout contact nocif, la véritable paroi vivante. Cette paroi, représentée par la surface laissée libre entre les bases d'insertion des bâtonnets, pourrait, de la sorte, sans courir aucun risque mécanique, rester constituée par une pellicule très délicate, au travers de laquelle les échanges s'opéreraient exclusivement.

Tel paraît avoir été le sentiment de Frenzel, quoique je ne pense pas qu'il se soit prononcé nettement sur cette question. Quant à moi, je crois pouvoir conclure en sens inverse d'une appréciation de ce genre, et cela pour la raison très simple que les intervalles, ménagés entre les pieds des bâtonnets, sont, d'une part, très petits, parfois presque virtuels, d'autre part, toujours obstrués par la gangue déposée dans ces sortes de puits, au fond desquels tout renouvellement des liquides serait impossible, même s'ils restaient vides. Au contraire, les extrémités distales des bâtonnets sont en contact immédiat avec les liquides ambiants; c'est en ce point que les échanges osmotiques peuvent se faire avec facilité et profit.

D'autre part, la bordure en brosse, même parfaitement vivante, est un organe protecteur très efficace. La base distale du bâtonnet représente une surface restreinte; cette surface a bien moins à craindre les contacts mécaniques un peu rudes, que ne le ferait une paroi plane de quelque étendue, et d'ailleurs les régénérations et réparations y seraient très faciles.

En définitive, la cellule qui a différencié sa paroi en une bordure en brosse, reste, par les extrémités des bâtonnets, une cellule nue, aussi longtemps qu'une véritable cuticule ne se dépose pas au-dessus du plateau. La forme seule de la paroi s'est trouvée changée, et cela dans un but de protection.

Les choses se modifient un peu, mais pas beaucoup, quand la bordure en brosse devient ciliforme. La protection est peut-être un peu moins efficace, parce que les cils, parfaitement libres, sont vulnérables par toute leur surface; mais, d'autre part, cette surface latérale est rendue disponible pour les échanges osmotiques. Il est certain que, lorsqu'il s'agirait de cellules absorbantes, les bordures en brosse ciliformes représenteraient un organe suceur, d'une grande efficacité.

Ce serait, peut-être, aller un peu loin que de prétendre que les brosses ciliformes se sont développées, surtout, ou peut-être même exclusivement, chez les Arthropodes, par suite de la présence, chez ces animaux, de la membrane péritrophique. Cependant il y a là une suggestion qui n'est sans doute pas absolument négligeable.

Voici ce que je veux dire. Examinons un intestin de Vertébré : les produits de la digestion se trouvent incessamment portés au contact immédiat de l'épithélium, en raison du brassage continu qu'ils subissent. Dans de pareilles conditions, une bordure en brosse ciliforme courrait grand risque d'être détériorée ; en revanche, une bordure en brosse bien unie, à demi noyée dans sa gangue, ne laissant à nu que la base distale de ses petits cylindres cytoplasmiques dressés, est parfaitement en situation. Passons au cas d'un intestin d'Insecte, pourvu d'une membrane péritrophique. Dans le manchon qui s'étend entre le sac alimentaire et l'épithélium, manchon parfois assez vaste (Chironome larvaire), ne pénètre aucune substance solide. Le manchon ne contient que les sucs qui ont déjà traversé par osmose la paroi chitineuse péritrophique. Dans ce milieu, soigneusement débarrassé de tout les *ingesta* solides, capables de blesser une paroi délicate, les poils cytoplasmiques peuvent se développer à l'aise, sans éprouver de lésions mécaniques.

Ce qui doit nous empêcher de nous engager trop en avant dans cette voie, c'est que la loi du développement des bordures en brosse ciliformes n'est pas connue. Je ne me suis occupé de la question que chez la larve de Chironome. Les brosses ciliformes sont loin d'y être fréquentes, même chez les animaux en parfait état. Chez une foule d'individus, on rencontre de loin en loin, dans la section II du ventricule chylifique, un petit lot de cellules, répondant aux conditions de la planche XV, figure 10, *e*. On dirait d'une disposition nouvelle, en voie de se généraliser, mais n'ayant pas encore passé dans le schéma de l'espèce. On se rappelle que j'ai rencontré un individu unique, pour lequel, dans toute la longueur de cette section II, les cellules étaient ainsi hérissées de poils dressés, longs d'une dizaine de μ. Dans l'hypothèse que je propose ici sous toutes réserves, ce serait là un individu en avance sur ses voisins.

Plus fréquentes que les bordures en brosse ciliformes, chez le chironome, sont celles qui portent des cils vibratiles, planche XV, figure 10, *h*, *i* : les cils y sont peut-être doués, eux aussi, de quelque fonction ab-

sorbante du même genre; mais, bien entendu, nous ne savons rien de positif à cet égard. Quant aux cils immobiles qui se développent dans la section II du ventricule chylifique, ou dans la section I de l'intestin terminal, il serait assez satisfaisant pour l'esprit de pouvoir leur attribuer un rôle de suçoirs. Les épithéliums qui les portent sont, comme ceux de la section II du ventricule chylifique, préservés par la membrane péritrophique, laquelle enveloppe, jusqu'à l'anus, les résidus de la digestion.

Nous avons rencontré une observation de Prenant (**1899** *c* et **1900**), qu'il est naturel de rattacher à ce paragraphe *C*. Examinant la structure des cellules qui constituent les éléments visuels des Hirudinées, cet auteur est conduit à remarquer que les vacuoles géantes, creusées dans la masse de chaque cellule, sont garnies d'une bordure en brosse. (Il lui donne même le nom de *bordure ciliée*, à cause de l'homologation qu'il croit devoir proposer entre les bordures en brosse et les cils.) Il estime que l'apparition du plateau strié résulte d'une véritable fissuration du cytoplasma, effectuée sous l'action directe des excitants extérieurs. L'excitant, cause de cette *quasi-maladie* de la cellule, serait la lumière, reçue par l'élément visuel. Prenant estimerait donc que l'apparition de la bordure en brosse, dans le cas qu'il examine, serait le fait d'un tropisme immédiat [1].

Nous ne savons pas, si l'auteur a eu l'intention de rattacher à l'influence des agents extérieurs la formation des bordures vibratiles, ou celle des bordures en brosse, considérées dans leur ensemble. Il est trop évident, pour qui connaît la spécificité des bordures vibratiles ou des bordures en brosse et la régularité géométrique dont elles sont susceptibles, qu'une pareille généralisation ne serait pas légitime. Les cils et les bâtonnets sont le fait d'une croissance locale du cytoplasma et non celui d'une fissuration. Les bordures en brosse sont tout à fait indépendantes des conditions extérieures, pourvu que celles-ci

[1] Voici le passage auquel je fais allusion : « Dans l'étage moyen s'opère la transformation ciliée, non pas comme une différenciation nouvelle, mais comme simple et inévitable conséquence de la vacuolisation précédemment subie, comme affection de la cellule greffée sur la vacuolisation ; cette affection ciliée, dont la cellule a dû certainement souffrir comme d'une fissuration générale de toute sa partie superficielle, a mis au vif la partie protoplasmique, la sensibilisée, créant à sa surface les cils qui sont peut-être des organes de sensibilité. Puis, sur la fin de ce deuxième temps, la sécrétion paraît, non pas comme acte spontané de la cellule, mais comme réponse à l'irritation produite par la ciliation. » (**1900**, p. 115.)

restent normales. Elles sont indépendantes de la fonction spéciale de la cellule sécrétrice.

Tous les exemples que nous avons donnés précédemment sont en faveur de cette conclusion ; nous citerons simplement, pour finir, un fait bien caractéristique : l'intestin du Ver-à-soie qui vient d'éclore et qui n'a pas encore pris de nourriture, est déjà muni d'un plateau parfaitement développé.

D. La bordure en brosse et les cils vibratiles.

Les cils vibratiles contractent, avec la bordure en brosse, des relations extrêmement simples ; quand la brosse existe, les bâtonnets portent les cils. Ce fait résulte de ce que le sommet du bâtonnet n'est qu'une région limitée de la paroi libre de la cellule. Exceptionnellement, ainsi que nous l'avons vu planche XV, figure 10, *f.*, la bordure en brosse devient elle-même vibratile. Les choses se passent alors comme si, lorsque les bâtonnets du plateau ont émis au dehors les cils vibratiles, la contractilité, au lieu de rester limitée aux cils, avait gagné les bâtonnets eux-mêmes.

Engelmann (**1880**), en examinant les cellules vibratiles, avait constaté, à la base des cils, dans un grand nombre de cas, la présence d'une couche de bâtonnets, intermédiaires entre la paroi libre de la cellule et les pieds des cils vibratiles; il avait, par suite, désigné ces bâtonnets sous le nom de *segments intermédiaires* des cils.

Cette dénomination ne valait rien, parce qu'elle donnait à croire que les segments intermédiaires étaient quelque dispositif lié à la présence des cils vibratiles. Or il existe des quantités de bordures vibratiles dépourvues de segments intermédiaires, et d'autre part, il existe des cellules qui, sans être ciliées, portent des bâtonnets, très analogues aux soi-disant segments intermédiaires. Ces bâtonnets ne sont autre chose que ceux de la bordure en brosse.

C'est Frenzel (**1886** *a*), qui fut le premier amené à comparer les segments intermédiaires, que lui-même appelait *bâtonnets basilaires*, avec la bordure en brosse. Se bornant à constater les analogies, il s'exprima de la façon suivante : si, prenant une bordure de cils vibratiles, dans laquelle les bâtonnets basilaires sont représentés, on faisait tomber les cils, on aurait sous les yeux quelque chose d'identique à une bordure en brosse. Si, prenant une bordure en brosse,

on prolongeait les bâtonnets qui la composent, de façon à leur faire porter des cils, on constituerait, par cela même, une bordure vibratile, munie des segmentss intermédiaires d'Engelmann.

En parlant ainsi, Frenzel se bornait un peu à exprimer un vœu. S'il lui avait été donné de voir, au moment de la mort des cellules, les cils se flétrir, sur l'épithélium intestinal d'une Aplysie, il n'avait pas vu de cils pousser sur une bordure en brosse.

Mais c'est là précisément ce que nous avons constaté chez le Chironome larvaire. Les cellules portent, chez cet être, une bordure en brosse incontestable, et cependant cette bordure en brosse est susceptible, sans modifier ses caractères et sans perdre sa signification, de devenir ciliée. L'épithélium n'est pas cilié chez tous les individus, ni sur toutes les cellules. Les éléments qui ne portent pas de cils restent là comme des témoins.

Désormais nous pouvons dire que l'interprétation de Frenzel a reçu une confirmation, de nature à satisfaire les plus exigeants.

Antérieurement à mes recherches, Gaffron (**1885**) avait déjà observé la présence des cils dans le réceptacle séminal du *Peripatus* femelle, mais il n'avait pas vu vibrer les cils. Sedgwick (**1888**) avait constaté qu'il s'agissait bien là de véritables cils vibratiles, mais ses observations ne furent pas assez précises, pour qu'il fût possible de savoir s'il avait examiné une bordure en brosse ciliforme, devenue vibratile elle-même, ou si les cils étaient, comme le sont les cils normaux du Chironome larvaire, surajoutés au plan de la cellule des Arthropodes.

Quant aux auteurs qui, plus ou moins récemment, ont rencontré des cils immobiles dans les organes des Arthropodes, ils ont simplement étendu, à des cas nouveaux, les observations de Frenzel. Citons, parmi ces auteurs, Bordas (**1894, 1896, 1900**), Lécaillon (**1899**), Léger et Hagenmuller (**1899**).

Ces premières indications données, nous allons, dans ce paragraphe, examiner quelques opinions qui sont de nature à obscurcir les notions que nous venons d'acquérir.

Théorie phylogénétique de la bordure en brosse :

Fortunatow (**1877**) pensait, comme Thanhoffer (**1874**), que chez les Amphibiens, la bordure en brosse était constituée par des pseudopodes : mais au lieu de croire, ainsi que le faisait Thanhoffer,

que ces pseudopodes n'étaient émis qu'au moment où la cellule avait besoin d'eux pour absorber les graisses, il estimait qu'il s'agissait de pseudopodes permanents, capables de devenir vibratiles à l'occasion. Cela posé, il considéra le plateau des cellules intestinales, chez les animaux supérieurs, comme résultant d'une régression de cet appareil pseudopodial des Amphibiens. Par le fait de cette régression, les cils vibratiles de l'ancêtre étaient très réduits et, généralement, difficiles à reconnaître.

Pfitzner (**1880**) émit une hypothèse très analogue, dont Studnicka (**1898**) crut, à tort, que Pfitzner était l'inventeur. Voici la phrase de Pfitzner, dans laquelle il parle, d'abord de l'épiderme, puis de quelques organes internes des larves d'Amphibiens : « Je considère le plateau cuticulaire comme une régression d'une bordure ciliaire ayant existé antérieurement. Après que la fonction spécifique du revêtement ciliaire continu fût devenue superflue, cette bordure ciliaire se transforma en un organe de protection. Les faits relatifs au tube digestif s'accordent bien avec cette opinion. Dans sa première ébauche, le tube digestif est indiscutablement cilié. Dans la portion qui se spécialisa pour la prise et l'élaboration des aliments, la même régression se produisit. Dans la portion qui, servant à la respiration, n'avait pas besoin de protection, la ciliation existante, actuellement ou en puissance [?], put, soit se maintenir, soit se développer. » (p. 485). Studnicka (**1899**) adhéra à la théorie de Pfitzner.

La théorie phylogénétique des plateaux constitue l'idée maîtresse du mémoire de Prenant (**1899** *a*). Prenant procède, dans son exposé, de la façon suivante : Il fait ressortir les ressemblances qui existent entre un appareil vibratile et une bordure en brosse, ressemblances accentuées encore par le fait des bordures en brosse ciliformes. Ces ressemblances une fois signalées, l'auteur n'aura plus qu'à constater les différences. Les différences résideront dans une sorte de régression des parties qui, dans l'appareil pariétal protecteur, ressemblent aux parties homologues de l'appareil pariétal moteur. Nous plaçons ici quelques citations, caractéristiques de la pensée de Prenant.

« Les appareils vibratiles et les plateaux striés sont tout au moins des formations très voisines l'une de l'autre, résultant d'une différenciation analogue. Ce qui les distingue, ce n'est pas la nature des détails cytologiques, qui sont au fond les mêmes dans l'une et

dans l'autre, mais seulement, d'une part, dans les appareils vibratiles, la netteté et la régularité de ces détails, d'autre part leur tendance à l'irrégularité et à l'effacement dans les plateaux striés... On dirait volontiers du plateau strié qu'il est un appareil vibratile *nécrosé, atrophié*.....On ne peut cependant pas se servir de ces termes autrement que comme d'expressions faisant images et d'artifices de description ; car, pour les employer dans un sens précis, il faudrait qu'on eût vu cette atrophie, cette nécrose » (p. 35). L'auteur fonde cette assimilation sur la description d'un appareil vibratile, considéré, dans les cas typiques, comme formé d'une série d'articles successifs « le cil proprement dit ou pièce terminale ; le bulbe ; la pièce basale ou corpuscule basal ; la pièce radiculaire ou racine » (p. 26). Voici maintenant qui se rapporte aux caractères d'atrophie que présenterait la bordure en brosse : « Il suffit d'admettre l'immobilisation et l'atrophie consécutive de la garniture vibratile, pour comprendre que toutes les parties en seront beaucoup moins développées et moins nettes dans la cellule à plateau » (en note, p. 35). Ou encore : « Le plateau strié est formé par l'assemblage et par la coalescence d'un certain nombre de bâtonnets ou cils juxtaposés, agglutinés par une substance cimentante interstitielle, et ayant perdu, du fait de cette agglutination, leur motilité première. » Ce qui serait atrophié, ce serait d'abord le cil, réduit à un court bâtonnet noyé dans une gangue ; ce seraient ensuite les granulations basilaires de ce cil ou pièces basales, dont on retrouve les analogues dans les bordures en brosse, mais beaucoup plus irrégulières et indistinctes. Quant aux racines, en apparence, elles sont à peu près identiques dans le cas des bordures en brosse et dans celui des plateaux.

Voici maintenant, très brièvement, les remarques qu'appelle le mémoire de Prenant.

1° Quand l'auteur, envisageant un appareil vibratile, typique et supposé complet, nous dit qu'il est composé, en outre du cil, d'un *bulbe* et d'un *corpuscule basal*, il oublie, en réalité, entre le bulbe et le corpuscule basal, le *segment intermédiaire* d'Engelmann ou le *bâtonnet basilaire* de Frenzel. C'est un oubli qu'avait déjà fait Graf (**1897**). Or, ce que Prenant oublie là, c'est précisément l'élément constitutif du plateau. Quand il n'y a pas de plateau, il n'y a pas de bulbe ; le bulbe n'étant que le renflement supérieur du plateau. Jamais on ne trouve, au contact, un bulbe et un *corpuscule basal*.

2° Mais si l'auteur n'avait pas oublié, dans sa description, l'élément constitutif principal du plateau, il se serait rendu compte que l'appareil pariétal protecteur pouvait coïncider avec l'appareil pariétal moteur. Cette coïncidence étant possible, sans être nécessaire, ces deux appareils sont parfaitement indépendants. Il n'y a plus aucune raison pour dire que l'un dérive de l'autre.

3° Pour ce qui est des caractères nécrotiques que l'auteur croit distinguer, nous allons les éliminer successivement.

Nous ne nous occupons pas de l'atrophie dont la forme du bâtonnet de la brosse serait un indice. En effet, il faut justement prouver que, si nous avons un bâtonnet, au lieu d'avoir un cil, c'est par suite d'une métamorphose régressive. Moi je dis que, si nous avons un bâtonnet, c'est parce que cette forme répond parfaitement aux conditions d'une bordure en brosse protectrice et, par suite, je ne vois là aucun indice d'une régression. Mais il y a plus : dans la théorie de Prenant, que ferons-nous des bordures en brosse ciliformes ? On nous disait que les cils avaient perdu, du fait d'une agglutination, leur motilité première : voici des cils qui sont parfaitement libres, et qui, cependant, ne sont nullement vibratiles.

Passons aux granulations basilaires : ce n'est pas ici le moment de traiter cette question. Nous verrons au chapitre II qu'il y a des bordures en brosse pourvues de belles granulations et des bordures vibratiles qui n'en ont point. Nous serons amenés à conclure de ces faits, ainsi que de quelques autres, que la granulation basilaire ne fait pas partie intégrante de l'appareil moteur. Par suite, s'il y a des bordures en brosse qui n'en ont point du tout, ou qui n'en ont que d'indistinctes, non seulement il n'y a pas là une preuve des caractères nécrotiques de la bordure en brosse, mais il n'y a pas même là un élément d'une distinction fondamentale entre les bordures vibratiles et les plateaux.

Enfin, pour ce qui est des racines, nous n'aurions qu'à répéter ce que nous venons de dire au sujet des corpuscules basaux.

Après avoir examiné, d'une façon spéciale, la théorie phylogénétique, telle qu'elle ressort de l'exposé qu'en fait Prenant, nous allons présenter, à son égard, quelques observations d'une portée plus générale.

Les opinions des divers auteurs que nous venons de citer tendent à établir, entre les cils vibratiles et les bordures en brosse, des rela-

tions phylogénétiques qui, à les supposer justifiées, resteraient invérifiables. L'ancêtre des Arthropodes, dont l'épithélium était pourvu de cils vibratiles, est évidemment fort lointain. Il est beaucoup plus simple de considérer la bordure en brosse comme une formation autonome, développée pour répondre à un besoin spécial, plutôt que de lui attribuer la signification d'un organe résiduel.

D'ailleurs cette hypothèse comporterait parfois des conséquences quelque peu bizarres : On sait, par exemple, que chez le Chironome larvaire, la section III du ventricule chylifique reste dépourvue de bordure en brosse. Dirons-nous que l'ancêtre n'avait précisément point de cils en cette région ? Ce serait là une nouvelle supposition gratuite. Mais, en outre, l'idée serait d'autant moins heureuse qu'en ce point, l'animal actuel possède fréquemment des cellules ciliées !

Nous pouvons citer un exemple qui renverse directement la théorie. Normalement, le péritoine des Amphibiens est fait de cellules plates, dépourvues de tout espèce de différenciation pariétale. Eh bien ! chez les femelles mûres, ces mêmes cellules développent, non seulement une bordure vibratile, mais, par dessous cette bordure, un plateau (pl. XXV, fig. 2). Voilà donc un plateau, à la néoformation duquel nous assistons, et nous savons que bien loin d'obéir, en lui donnant naissance, à des tendances ancestrales, la cellule agit en raison d'une cause actuelle parfaitement connue : cette cause actuelle, c'est le retentissement, produit sur l'organisme par le fait de la maturité des ovules.

Pour clore et résumer en même temps cette discussion, nous allons citer une phrase d'Henneguy (**1896**). Cette phrase nous montrera que l'hypothèse phylogénétique, invérifiable par son caractère même, incompatible avec certains faits positifs, a encore pour résultat inévitable d'introduire, non pas seulement dans les mots, mais sans doute encore dans les idées, des confusions, à peu près inextricables, entre l'appareil vibratile et l'appareil pariétal protecteur. Voici cette phrase :

« On peut admettre que chez les Arthropodes, par exemple, qui ne possèdent jamais de cils vibratiles, les cellules à plateau ne sont que des cellules à cils vibratiles, dans lesquelles il n'existe que le segment intermédiaire des cils. » Or, de deux choses l'une, où les cellules vibratiles du type ancestral possédaient les segments inter-

médiaires des cils, ainsi que l'admet ici l'auteur, ou elles ne les possédaient pas. Si elles les possédaient, c'est donc qu'elles avaient déjà un plateau, puisque nous savons maintenant que les segments intermédiaires des cils ne sont rien autre chose que les plateaux. Mais, si elles avaient un plateau, ce plateau ne résulte donc pas de l'atrophie des bordures vibratiles : chez l'ancêtre même il faudrait chercher la cause efficiente formatrice du plateau, de même que nous la cherchons chez l'animal que nous observons aujourd'hui. Si, au contraire, les cellules ciliées de l'ancêtre ne présentaient pas de segments intermédiaires, les cils, en atrophiant leur « partie libre » n'auraient pas pu laisser après eux une formation dont ils étaient dépourvus. En réalité, une fois le cil vibratile tombé, du même coup la paroi libre de la cellule se trouverait complètement dénudée.

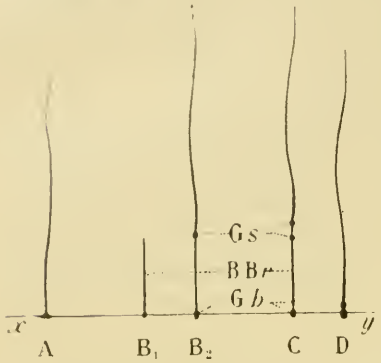


Fig. 1. — *Rapports des cils et de la bordure en brosse.* A, cellule sans plateau ; la paroi nue porte le cil. B, cellule à bordure en brosse ; en B¹ il n'y a pas de cil, en B² le bâtonnet de la brosse porte un cil : le cil est inséré sur le bâtonnet comme il le serait sur la paroi unie ; c'est la paroi qui s'est relevée jusqu'au sommet du bâtonnet. C, complication introduite par Frenzel dans le schéma B². Cette complication résulte du dédoublement des granulations. D, croquis de Graf, auquel Prenant conforme sa description : ce croquis ne correspond à aucun aspect réel. *xy*, paroi cellulaire.

Synonymie : B.Br. Bordure en brosse = Segment intermédiaire d'Engelmann = Bâtonnet basilaire de Frenzel.

G. b. Granulation basilaire = Pièce basilaire d'Engelmann = Bouton inférieur de Frenzel = Blépharoplaste de Studnicka.

G. s. Granulation supérieure = Bulbe du cil, pour Engelmann = Bouton supérieur, pour Frenzel.

La *figure 1* suffira pour résumer les débats.

Théorie ontogénétique des bordures en brosse.

Nous en avons fini avec la *théorie phylogénétique* des plateaux. Mais les difficultés, relatives aux rapports qui s'établissent entre les bordures en brosse et les cils vibratiles ne sont pas, pour cela,

entièrement résolues. Voici d'abord que nous allons, avec Gurwitsch (**1900** et **1901**), nous trouver en face d'une *théorie ontonégétique*, dans laquelle les bâtonnets de la bordure en brosse seront considérés comme représentant, au moins dans certains cas, des stades intermédiaires de la formation des bordures vibratiles. Gurwitsch divise les cellules vibratiles en deux groupes tranchés.

1° Chez la larve de Crapaud, les cellules non ciliées posséderaient un plateau strié, auxquels les cils se surajouteraient.

2° Chez la larve de Salamandre, dans le pharynx, le plateau se transformerait peu à peu en cils vibratiles.

Le premier cas étant favorable aux idées que nous soutenons ici, nous ne nous arrêterons pas à l'examiner[1]. Dans le second cas, l'auteur estime que le plateau passe par les états successifs suivants :

a). La cellule différencie à sa surface une couche homogène. *b*). Cette couche se tranforme en une bordure spumeuse. *c*). La bordure spumeuse s'élève, les alvéoles s'étirent dans une direction perpendiculaire au plan de la face libre de la cellule. Ainsi se constituerait une bordure en brosse. *d*) Cette brosse n'aurait plus qu'à déchirer la peau très délicate qui la recouvre encore, et qu'à acquérir des granulations basilaires, pour se transformer, définitivement, en une bordure vibratile.

J'ai répondu à Gurwitsch en décrivant les figures 1 à 4, 7, 13, 15, 18, de ma planche XXIV : en résumé, les bordures spumeuses de la larve se retrouvent, chez l'adulte, sous des cils vibratiles ; par suite on n'a aucun droit à alléguer que, chez la larve, elles étaient en voie de se transformer en cils. D'ailleurs l'auteur n'a pas constaté le passage du stade *c* au stade *d*. — J'observe une évolution de la bordure spumeuse assez analogue à celle que décrit Gurwitsch, avec

[1] Nous ne nous occuperons pas non plus des aspects variables que Gurwitsch a rencontrés chez le Lombric, sinon pour rappeler, avec l'auteur, que Greenwood (**1892**) avait voulu donner à ces aspects des significations en rapport avec l'état physiologique de l'animal. Gurwitsch a reconnu qu'il n'en était rien, les divers aspects se retrouvant, tant sur l'animal à jeun que sur l'animal bien nourri. L'auteur veut voir, dans ces particularités cytologiques, des phases de l'histogénèse de la cellule vibratile ; mais une grande prudence s'impose avant qu'on n' émette des jugements de cet ordre. En effet, les différences sont assez minimes pour résulter peut-être d'inégalités dans les fixations, ou dans les caractères individuels des cellules.

A propos des aspects divers que l'auteur signale également dans la zone ectoplasmique, nous ne saurions trop indiquer qu'il n'y a pas lieu de rapporter ces aspects à des stades de l'histogénèse. On voudra bien se rappeler combien, chez le Chironome larvaire, les allures de l'ectoplasma sont chose contingente et dépourvue de signification précise. (*Cf.* pl. XV, fig. 10.)

cette différence que son stade *c* ne me paraît pas, à en juger par mes préparations qui sont très nettes, correspondre à une bordure de bâtonnets parallèles, mais bien à une bordure d'alvéoles allongées. Mais je prouve que cette évolution aboutit à un envahissement progressif de la cellule par du mucus. — Les cellules vibratiles, chez la larve, ne manquent pas de plateau, comme cela devrait être si les cils y dérivaient d'une transformation de ce dernier; la comparaison des cellules larvaires avec les cellules de l'adulte permet de retrouver le plateau, dans la couche des granulations basilaires cylindriques telles qu'elles existent chez la larve.

On m'objectera que mes observations ont trait à la larve de Triton (ainsi qu'au Têtard de Grenouille), tandis que l'auteur a opéré sur la larve de Salamandre. Mais, répondrai-je, mes dessins sont suffisamment pareils aux siens, pour qu'on puisse estimer que nos préparations se ressemblent beaucoup. Ce qui, chez le Triton, correspond à une dégénérescence muqueuse, pourrait difficilement, chez la Salamandre, représenter des stades de l'histogénèse des cellules vibratiles.

En traitant des rapports des cils avec le plateau strié, je dois rappeler que Benda (**1899**), observant l'épithélium des voies hépatiques chez l'*Helix*, a vu les cils passer *entre les bâtonnets* de la bordure en brosse au lieu de prolonger ces bâtonnets. Or, d'une part, dans cette même région, M. Heidenhain (**1899** *a*) n'a rien vu de pareil, et, d'autre part, dans des cas fréquents, j'ai pu, après Engelmann (**1880**), après Frenzel (**1886**), constater que le cil est sur le prolongement exact du bâtonnet. Je renverrai simplement à ma planche XV, figure 9, ainsi qu'à ma planche XXI, figure 6. Faisons remarquer que Benda avait employé le liquide de Flemming, et que ce liquide provoque, entre les bâtonnets consécutifs, des confusions qui altèrent les rapports normaux.

Voici encore un autre point qu'il faut traiter rapidement. On se rappelle que, dans le paragraphe *A*, nous avons parlé de la discussion qui s'est élevée, à propos de la conception du plateau strié, entre les partisans de la bordure en brosse et ceux de la cuticule perforée. C'est surtout à propos des plateaux ciliés que cette discussion s'est prolongée, en provoquant toutes sortes de confusions regrettables.

Voici les noms des auteurs qui acceptent, ou qui nient, que les cils puissent traverser à leur base une cuticule.

1° Auteurs qui ont vu les cils traverser une cuticule :

Eberth (**1866**), Marchi (**1866**), Hatschek (**1878**) qui a observé la couronne préorale d'une larve d'Annélide. Au lieu d'une cuticule épaisse, Frenzel estime, tout à fait gratuitement, que Hatschek aurait dû décrire une haute bordure en brosse. Sochaczewer (**1881**), sur l'organe olfactif des Pulmonés terrestres. E. Meyer (**1882**), dans l'œsophage de *Polyophthalmus pictus*. Jijima (**1884**), dans le pharynx des Dendrocœles d'eau douce. Apathy, (**1884** et **1887**) nous donne une description qui appelle une critique particulière. Il estime que, chez les Lamellibranches de la famille des Najadées, le plateau est constitué comme suit : en contact immédiat avec le cytoplasma, il observe une cuticule, laquelle ne se dissoudrait pas dans les liquides macérateurs et se gonflerait dans l'acide acétique ; par-dessus il aperçoit une couche striée, formée des parties basales des cils justaposées. Il assimile la couche striée aux pièces basilaires d'Engelmann. Il ajoute donc, au schéma d'Engelmann, la cuticule qu'il interpose entre les pièces basilaires de cet auteur (nos granulations basilaires) et le cytoplasma. Or, nulle part il n'existe de cuticule à la place où la voit Apathy. Je n'ai d'ailleurs rien observé de pareil sur les branchies de l'*Unio*, Cf. planche XXII, figure 1. Je place ici en note quelques observations complémentaires [1].

[1] Dans le corps de notre texte, nous avons évité d'entrer trop avant dans le détail des complications que les auteurs ont introduites dans leurs descriptions. Mais nous en donnerons une idée dans cette note, qui servira, en même temps, de légende à notre *figure 2*. Le croquis A montre l'aspect réel d'une bordure en brosse cilière. L'épaisseur de la bordure en brosse constitue la cuticule striée que beaucoup d'auteurs décrivent au pied des cils.

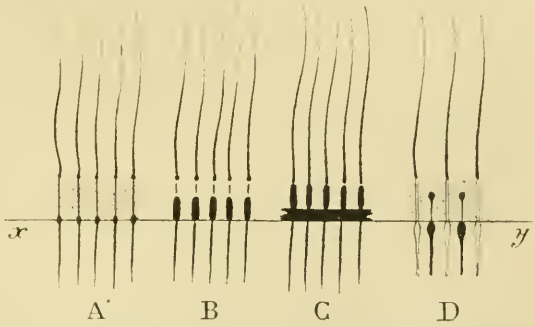


Fig. 2. — *Diverses interprétations relatives au plateau cilié.*

Engelmann (**1880**) décomposa cette zone en des segments intermédiaires et des granulations basilaires.

Parmi les partisans de la théorie cuticulaire, citons encore Schiefferdecker (**1891**); Racovitza (**1896**), qui a vu la cuticule formée de couches parallèles nettement perforées par les cils.

Lenhossek (**1898**) maintient que le plateau est une cuticule perforée, chez l'Anodonte. C'est parce qu'il donne la valeur d'une cuticule à la gangue déposée entre les bâtonnets. Studnicka (**1899**), qui sait parfaitement qu'il y a des plateaux ciliés formés de bâtonnets juxtaposés, décrit, sur les cellules de la *Tela chorioidæa*, chez la larve de Salamandre, une véritable cuticule, irrégulièrement perforée par les cils.

M. Heidenhain (**1899**), dans l'estomac de l'*Helix*, a vu une cuticule colorable par la rubine. Gurwitsch (**1901**) en voit une dans la bouche du Lombric.

2° Auteurs qui nient l'existence d'une cuticule au pied des cils.

Boll (**1869**); Engelmann (**1880**), à qui on doit beaucoup, mais qui a eu le tort de confondre parfois les granulations basilaires avec le plateau; C. Schmidt (**1882**); Jacobi (**1883**); Hamann (**1885**); Frenzel (**1886**), dont le seul tort fut d'être trop exclusif; non seulement il ne vit pas que la bordure en brosse était, par le fait de sa gangue, une cuticule, mais il ne sut pas que certains cils traversaient une véritable cuticule sans aucun rapport avec les bordures en brosse. de Graff (**1891**)[1]. Samassa (**1892**), sur les palettes des

Son observation est juste en bloc, mais en bloc seulement. En effet, si (*figure 1*, B), nous avons homologué les descriptions d'Engelmann avec celles de Frenzel, c'était pour tenir compte d'un certain nombre des dessins d'Engelmann, lesquels sont parfaitement corrects. D'autres se laissent ramener au schéma de notre *figure 2*, B; ce schéma est inexact : les granulations basilaires absorbent la presque totalité du plateau, et ce dernier n'existe à peu près plus. Cette erreur contient en germe celles de Graf et de Prenant qui oublient tout à fait le plateau (*figure 1*, D).

Passons à Apathy. Le croquis C suffit à montrer en quoi il s'est trompé. Au reste, il n'a pas persisté dans sa théorie : En **1897**, il propose le schéma D qui n'est pas plus exact. Le plateau est une cuticule que les cils traversent. Entre des racines ciliaires incolores, l'auteur voit s'enfoncer, dans la cellule, de soi-disant neurofibrilles, terminées à la partie supérieure par une granulation et par un filament intra-cuticulaire. En réalité, les neurofibrilles ne sont rien autre chose que les racines ciliaires, et la granulation chromatique se trouve au pied du bâtonnet porteur du cil.

[1] De Graff, à propos des *Turbellariés acœles* écrit cette phrase : « Il n'y a pas de cuticule; elle est remplacée par les bases (*Fussstücke*) des cils. » Nous ne pouvons, à ce propos, que renvoyer à la note qui précède : ici le mot base désigne les granulations basilaires des cils; or, ce sont les segments intermédiaires, ou bâtonnets de la bordure en brosse, en un mot, c'est le plateau, auquel on peut avoir envie, et parfois légitimement, de donner le nom de cuticule. De Graff tombe dans la même confusion qu'Engelmann.

Cténophores, retrouve une bordure en brosse complète, avec boutons supérieurs, et boutons inférieurs. J'ai rectifié, planche XIX, figures 15 et 16, la description de Samassa et montré que, ce qu'il prend pour une bordure en brosse, correspond à des articles intermédiaires d'une forme toute spéciale. Je ne nie point que ces articles ne dérivent assez vraisemblablement d'une bordure en brosse ; et il est bien possible qu'une macération trop prolongée les décompose en bâtonnets élémentaires ; mais il faut décrire cette formation, telle que la décèlent les bonnes préparations. Engelmann (**1898**) renouvelle ses descriptions anciennes. Prenant (**1899** *b*) omet, tout comme dans le mémoire (**1899** *a*), les bâtonnets qui constituent la partie essentielle du plateau [1].

Enfin Studnicka (**1899**), Gurwitsch (**1900-1901**), qui connaissent parfaitement la cuticule, connaissent aussi la bordure en brosse [2].

Relativement à cette discussion, qui s'est élevée entre les partisans de la bordure en brosse et les partisans de la cuticule, il est facile d'émettre une opinion fort simple.

Quand il y a une bordure en brosse et que les bâtonnets de cette bordure ont émis des cils vibratiles, le plateau, constitué par la

[1] La citation, qui va suivre, achèvera de nous renseigner sur les erreurs d'interprétation, dont les confusions, commises par Engelmann, ont été le point de départ. C'est même une chose assez étrange de voir que lesdites confusions sont à peine perceptibles dans le mémoire même d'Engelmann, et qu'elles apparaissent, par la suite, très grossies, dans les travaux qui s'inspirent de celui du biologiste allemand. Voici la phrase de Prenant : Depuis les travaux d'Engelmann et de Frenzel, la garniture ciliée se compose du cil proprement dit, du bulbe, de la pièce basale ou corpuscule basal, « situé *au niveau du plateau de la cellule, dont il est la partie constituante la plus importante* », de la racine, etc. (p. 618).

Nous avons souligné l'erreur essentielle de Prenant. Le corpuscule basal n'appartient pas au plateau. Il peut y avoir un plateau et pas de corpuscule basal, un corpuscule basal et pas de plateau. Le corpuscule basal est placé au point, où le bâtonnet du plateau, quand ce bâtonnet existe, s'insère sur le cytoplasma. Quand il n'y a pas de plateau, il souligne l'insertion du cil lui-même sur la cellule. En revanche, le bulbe n'existe pas quand le plateau fait défaut. En effet, il correspond à l'insertion du cil sur le plateau ; du reste, au point où se fait cette insertion, la granulation peut manquer.

[2] Il faut mentionner, en terminant, Maurice (**1888**) qui, à propos des cellules œsophagiennes d'un Tunicier, *Fragaroïdes aurantiacum*, décrit le plateau, comme une zone dans laquelle se rencontreraient des granules, orientés suivant deux directions rectangulaires. En les considérant comme alignés perpendiculairement à la surface de la cellule, ils forment les éléments d'un bâtonnet moniliforme, noyé dans une gangue ; mais l'auteur estime aussi qu'ils sont alignés parallèlement à la surface de la cellule. De cette façon, ils correspondraient à des nodosités d'une cuticule stratifiée. Cette description singulière est le fait d'erreurs de technique. La vérité, c'est qu'il s'agit des bâtonnets d'une bordure en brosse, bâtonnets que des fixations insuffisantes ont décomposés en granules. (*Cf.* ma pl. XXII, fig. 12).

bordure en brosse, a l'apparence d'une cuticule, à cause de la gangue qui se dépose fréquemment entre les bâtonnets du plateau. Le plus souvent, il est, pratiquement, une cuticule. (*Cf.*, pl. XXIII, fig. 13 *a* et *b*). Il n'en est pas moins vrai que, cytologiquement parlant, c'est une bordure en brosse. Il est nécessaire de s'exprimer, sur ce point, très clairement, sinon on ne comprendrait pas ce qu'on observe dans les cas où la gangue est rare et où, par suite, les bâtonnets porteurs des cils se trouvent nettement isolés : (pl. XV, fig. 9, pl. XXI, fig. 6, pl. XXIII, fig. 13, *c*, par exemple).

Cela posé, quand il n'y a pas de bordure en brosse (et pas davantage de bordure spumeuse), la cellule vibratile n'a, réellement, point de plateau. (*Cf.*, pl. XXII, fig. 8, 9, 13 ou 14).

Mais, à défaut d'un plateau, la cellule épithéliale peut se recouvrir d'une cuticule sécrétée. Alors, si les cellules deviennent ciliées, les cils perforeront une véritable cuticule, *sensu stricto*. (*Cf.*, pl. XIX, fig. 5, pl. XXI, fig. 24). Pratiquement, cette cuticule ressemblera, à s'y méprendre, à une bordure en brosse pourvue d'une gangue épaisse. Non seulement il y aura ressemblance, mais, si on ne sort pas des cellules ciliées, il y aura identité. Les différences ne se manifesteront que si on observe les cellules voisines, non ciliées.

Les origines de la cellule à bordure en brosse ciliée et de la cellule ciliée, pourvue d'une cuticule, sont différentes, ainsi que leurs *significations cytologiques;* mais les *résultats obtenus* sont pratiquement identiques.

Enfin, dernière complication : par-dessus la bordure en brosse il peut encore régner une véritable cuticule. Il y a, dans ce cas, coexistence des deux formations que nous venons de caractériser.

Il est nécessaire d'objectiver ces notions. La *figure 3* nous présente, côte à côte, les principaux types des formations pariétales, ainsi que les relations qui existent entre ces formations et les cils vibratiles.

Nous espérons qu'elle sera de nature à dissiper tout équivoque.

§ II. — Les plateaux alvéolaires ou spumeux.

Quoi qu'on ait pu en penser à une époque assez récente, tous les plateaux ne sont pas des bordures en brosse.

Il était naturel qu'on eût plaisir à ramener à un type unique des formations décrites très diversement par les auteurs. La satisfaction

des cytologistes était plus grande encore, dès lors qu'il leur paraissait possible d'interpréter ce type unique, la bordure en brosse, comme un état régressif de la bordure vibratile. Il paraissait tout simple que la cellule épithéliale fût capable d'émettre des pseudopodes, non moins simple que ces pseudopodes fussent doués, à un haut degré, de la contractilité qui caractérise le protoplasma, non moins simple que des cils, devenus inutiles en certaines régions, s'atrophiassent, en laissant, comme souvenir de leur passage, la paroi cellulaire, différenciée en une bordure en brosse, organe résiduel. Or, rien de ce qui trahit, à nos yeux, les propriétés de la matière vivante, n'est aussi

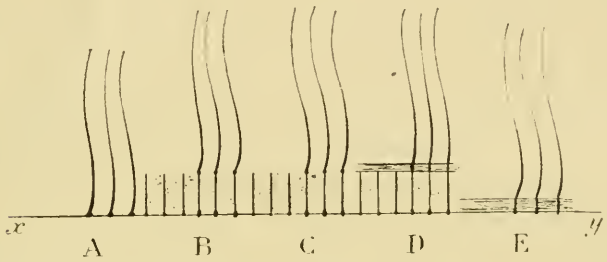


Fig. 3. — Les cils et les formations pariétales. A, paroi nue, ciliée ou non. B, bordure en brosse à gangue faible. C, bordure en brosse à gangue dense : pratiquement, c'est une cuticule striée et perforée. D, bordure en brosse surmontée d'une cuticule, *sensu stricto* ; quand il y a des cils, ils perforent cette cuticule. E, cellule à paroi unie, recouverte d'une cuticule. Même remarque que pour D.

simple qu'on voudrait se l'imaginer. Nous verrons plus tard que le fait même qu'il existe des cils vibratiles, et que ces cils se comportent comme ils le font, est quelque chose de tout à fait mystérieux.

Dans le paragraphe précédent, tout en nous efforçant de classer clairement les réalités, saisissables pour le naturaliste qui étudie le plateau strié, nous n'avons pas dissimulé que ce plateau représentait une formation *sui generis*, une structure spécifique, et nullement un organe régressif.

La force qui agit sur le cytoplasma de manière à lui faire émettre, tantôt des cils vibratiles, tantôt les bâtonnets de la brosse, tantôt, à la fois, l'un et l'autre de ces deux appareils autonomes, nous est, aujourd'hui encore, inconnue. Nous ne désespérons nullement des explications que nous apporteront les travaux de l'avenir ; c'est pré-

cisément pour faciliter la tâche de nos successeurs qu'il faut leur présenter, d'une façon très objective, les faits tels qu'ils sont, avec tout ce qu'ils gardent d'obscur pour notre esprit.

A côté des bordures en brosse, nous devons mentionner maintenant les bordures spumeuses, constituées par un ou plusieurs rangs d'alvéoles. Les parois de ces alvéoles sont de nature cytoplasmique, tout comme les bâtonnets de la bordure en brosse, et nous avons les mêmes raisons d'affirmer qu'il en est ainsi : nous nous appuyons encore sur le fait que ces formations restent capables d'émettre des cils vibratiles.

Studnicka (**1897**) estima qu'il existait effectivement des plateaux alvéolaires, dans un certain nombre de cas où d'autres auteurs avaient décrit des bordures en brosse, par exemple sur l'épiderme de certains Vertébrés inférieurs, larvaires ou même adultes. C'est, en effet, dans les termes suivants que Renaut (**1897**) décrit le plateau épidermique des Vertébrés inférieurs : « Le plateau lui-même est parcouru par des bâtonnets réfringents, verticaux, tous parallèles entre eux et offrant des caractères optiques et histochimiques identiques à ceux des cils vibratiles » (p. 200). Cette description convient à une bordure en brosse. A en croire Studnicka, il y a là, au contraire, une bordure de prismes allongés et creux.

Mais reprenons les choses d'un peu plus haut.

Leuckart et Pagenstecher (**1858**) décrivent, sur la peau de l'*Amphioxus*, une cuticule perforée ; Langerhans (**1876**) également.

F.-E. Schulze (**1867** et **1869**) jugea qu'il n'y avait de cuticules que chez les Poissons et chez les larves d'Amphibiens, tandis que chez les Amphibiens adultes et chez les Reptiles, la bordure homogène était une production cornée [1]. Il vit, de plus, que la cuticule des Poissons et des larves d'Amphibiens était striée. Mais les stries ne lui semblèrent pas correspondre, chez les uns et chez les autres, à des structures équivalentes. Selon lui, les stries, visibles chez les Poissons, correspondaient à des canalicules, celles des larves d'Amphibiens correspondaient à des bâtonnets.

Leydig (**1873** et **1876**) attribua aux Poissons, aux Amphibiens et Reptiles une cuticule équivalente à celle des Invertébrés.

[1] Comme nous ne nous occupons pas des formations cornées, nous laissons de côté ici tout ce qui a trait aux Reptiles.

Pfitzner (**1880**) ne trouva plus de cuticule nulle part et jugea que la bordure striée était de nature cornée.

G. Wolff (**1889**), ainsi qu'on peut s'en rendre compte en examinant ma planche XXV, figure 14, fit faire un grand pas à la question en démontrant que, chez l'*Amphioxus*, la couche, jusque-là décrite comme une cuticule, se laissait décomposer en deux zones distinctes. La couche inférieure est formée de bâtonnets dressés ; après une digestion de deux ou trois jours par le chlorhydrate de trypsine, elle se dissout dans la potasse. La couche superficielle, homogène, résiste à cet alcali. La couche inférieure sera dite *pseudocuticule* ou *subcuticule*, la supérieure sera la *cuticule vraie*. Les larves de Salamandre très jeunes sont ciliées ; elles ne possèdent que la cuticule, et les cils traversent cette cuticule. Quand elles ont perdu leurs cils, il se développe, sous la cuticule, une bordure striée, et les choses se passent exactement comme chez l'*Amphioxus*, excepté que chez les larves d'Amphibiens, l'épithélium est stratifié, tandis qu'il est cylindrique chez l'*Amphioxus*. Wolff estime, contrairement à F.-E. Schulze, que la pseudocuticule est identique dans les deux cas.

Pour Studnicka (**1897**), qui appelle la pseudocuticule *Deckplatte*, c'est-à-dire plateau strié, les stries ne sont dues ni à des bâtonnets, ni à des canalicules qui perforeraient une cuticule. Il n'y a qu'à faire des coupes tangentielles, pour déceler des prismes creux, des alvéoles allongées, équivalentes à celles qui, selon F.-E. Schulze (**1896**), forment les communications protoplasmiques. Au reste, dans ce même travail, Schulze figure une bordure de prismes ou d'alvéoles, sur les téguments des larves d'Amphibiens. Quant à la cuticule, Studnicka la rencontra constamment chez l'*Amphioxus*, mais chez l'*Ammocœtes* et le *Petromizon*, elle lui parut manquer.

En **1899**, Studnicka retrouve, sur les téguments de *Spirographis Spallanzani*, la même pseudocuticule, formée d'alvéoles et supportant souvent la cuticule proprement dite.

Jameson (**1899**), chez un Géphyrien, *Thalassema neptuna*, analysa la cuticule et y distingua, comme G. Wolff ou Studnicka, deux couches superposées. La couche supérieure, la cuticule proprement dite, est elle-même formée de deux zones dont l'externe est plus claire. La couche inférieure est formée soit d'alvéoles claires juxtaposées, soit de bâtonnets, assez écartés et étalés en disques à leurs deux extrémités. C'est là quelque chose d'assez analogue aux prismes

creux de Studnicka. En tous cas, ce n'est pas une bordure en brosse.

C'est à côté de ces travaux divers que je placerai les quelques observations dans lesquelles, sur les téguments de divers êtres, j'ai trouvé une formation pariétale, différente d'une bordure en brosse, et plus ou moins analogue à ce que les auteurs précités ont décrit comme pseudocuticule ou subcuticule.

Sur le manteau ou les tentacules de *Pecten* (pl. XXI, fig. 8 et 11), je décèle une couche d'alvéoles ou de bâtonnets écartés, très analogue à ce que figure Jameson chez *Thalassema*. Les alvéoles supportent une couche homogène. La figure 8 authentifie la figure 11, en montrant que la couche homogène superficielle est parfaitement une cuticule, puisqu'elle est capable de former des denticules de forme définie. Il est prouvé par là que, sur la figure 11, où l'épithélium est cilié, nous avons bien sous les yeux une de ces *cuticules perforées*, dont tant d'auteurs récents, tels que Prenant, à la suite d'Engelmann et de Frenzel, ne voudraient plus entendre parler.

Sur la branchie d'une très jeune larve de Triton, je remarque une simple couche d'alvéoles, sur les parois communes desquelles les cils sont portés (pl. XXIV, fig. 4). Il n'y a pas là de cuticule; les alvéoles sont, avec une forme beaucoup plus surbaissée, équivalentes aux prismes creux de Studnicka. Sur le même organe, chez un Têtard de Grenouille, âgé de huit jours, je figure une bordure analogue, mais moins nette (pl. XXIV, fig. 10).

Sur l'épiderme d'*Amphioxus*, je retrouve la pseudocuticule et la cuticule de G. Wolff, discernables l'une et l'autre sur les coupes, sans difficulté (pl. XXIV, fig. 14). Ce qui est intéressant ici, c'est la subcuticule. G. Wolff la décrit comme une couche de bâtonnets, équivalente, avec beaucoup plus de résistance vis-à-vis des réactifs macérateurs, à une bordure en brosse. Studnicka la décompose en prismes creux, très étroits et parfaitement réguliers. Evidemment, l'une et l'autre de ces descriptions sont trop schématiques ; il s'agit ici d'un complexe, moins facile à ramener à un type simple. Je suis très sûr de mes préparations, ayant eu sous les yeux des cellules de taille supérieure à la normale; d'ailleurs, on peut comparer mon dessin avec ceux de Langerhans (**1876**) et de Joseph (**1900**). Le premier de ces auteurs n'avait pas vu la cuticule superficielle homogène; abstraction faite de cette lacune, il paraît avoir eu sous les yeux la formation même que je reproduis. Il en est de même pour Joseph.

Dans les exemples que nous venons de donner, les alvéoles sont disposées sur un seul rang. Les choses peuvent se compliquer, ce qui a lieu quand le plateau devient nettement spumeux. C'est de cette façon que, après Gurwitsch (**1900** et **1901**), je représente le plateau des cellules, dans la bouche et le pharynx des Amphibiens larvaires. J'ai eu déjà l'occasion de dire que j'avais certainement observé les mêmes structures pariétales que Gurwitsch, quoique nos interprétations diffèrent du tout au tout. (*Cf.* ce chapitre, § I, *D.*)

Le fait que, dans la planche XXIV, les figures 2 et 3 représentent des cellules qui étaient toutes voisines sur la préparation, prouve qu'entre la bordure alvéolaire simple (fig. 2) et la bordure spumeuse (fig. 3), il n'y a pas de distinction sérieuse à établir. Un peu plus avant dans le pharynx (fig. 7, *e*), nous trouvons cette bordure spumeuse parfaitement constituée. La voilà qui se rencontre encore chez l'adulte, figure 13, nous la voyons porter des cils, figure 15.

Nos observations relatives aux bordures alvéolaires et spumeuses ne prétendent pas à former un tout. Il nous serait difficile de construire, sur des bases aussi étroites, un chapitre de cytologie comparée. Cependant, au point de vue de la cytologie générale, ces observations suffisent, pour établir les caractères propres d'une série de plateaux nettement distincts des bordures en brosse. Ces plateaux sont des formations beaucoup moins perfectionnées que les bordures en brosse ; ils n'assurent à la cellule aucune protection bien efficace. La paroi elle-même n'est, en aucune façon, modifiée dans sa forme : elle reste plane et, par suite, exposée à toutes sortes de lésions mécaniques, lorsque, à la bordure spumeuse, il ne se surajoute pas une cuticule. Cette cuticule est alors une formation tout autre que la bordure spumeuse. Elle se produit par-dessus cette bordure, comme elle apparaîtrait par-dessus une bordure en brosse, ou encore sur la paroi, non différenciée, d'une cellule dépourvue de plateau.

En admettant que la structure du cytoplasma normal ne soit pas très différente de la structure spumeuse que révèlent nettement les plateaux de cette seconde catégorie, on peut dire que les bordures alvéolaires résultent d'une modification surtout chimique et que cette modification porte à peu près exclusivement sur la portion non figurée du cytoplasma. Effectivement, il faut que la portion figurée reste intacte, puisqu'elle continue, ainsi que nous l'avons vu, à porter les cils vibratiles. D'autre part, la différenciation chimique, dont nous

parlons, doit être fort analogue à celle qui aboutit à la formation du mucus, puisque (pl. XXIV, fig. 7), nous voyons les cellules glandulaires muqueuses se constituer, comme par une extension directe du processus qui a donné naissance à la bordure spumeuse elle-même.

§ III. — Membranes et cuticules.

L'étude des bordures spumeuses nous achemine vers celle des membranes ou cuticules. En effet, certaines membranes structurées ressemblent beaucoup aux plateaux de la seconde catégorie. On sait où réside la différence, suivant la définition due à Carnoy, reproduite notamment dans le mémoire de Berteaux (**1898**) : le plateau appartient en propre à la cellule qui l'a confectionné ; c'est la somme des plateaux individuels qui constitue l'ensemble du couvercle épithélial ; — la membrane ou cuticule recouvre l'épithélium sans qu'en l'examinant on puisse limiter, dans sa substance, des territoires distincts, correspondant à l'œuvre propre des cellules matricielles respectives. On sait, en outre, que l'école de Carnoy distingue les cuticules à matrice discontinue des cuticules à matrice continue, les premières étant formées par des épithéliums pourvus de limites cellulaires, et les seconds, par des épithéliums syncytiaux.

A. Rapports des membranes ou cuticules avec les plateaux.

Si, pour l'enseignement, il peut paraître utile d'établir, entre les différentes catégories des formations pariétales protectrices, des distinctions tranchées, au point de vue de la cytologie générale, ce sont les ressemblances qu'il y a le plus grand intérêt à faire ressortir.

Nous allons montrer, dans ce paragraphe, avec quelle facilité on passe, soit de la bordure en brosse, soit de la bordure spumeuse, aux membranes et cuticules. Ces considérations, que nous présenterons très rapidement, achèveront de fixer nos idées sur la constitution intime de ces diverses formations.

Premier exemple : Œsophage des Tuniciers, planche XXII, figures 10 à 12, 22, 23. Ici, la bordure en brosse possède des bâtonnets complètements noyés dans une gangue semi-chromatique. Sur cha-

que cellule, le plateau forme une masse parfaitement continue. Si quelqu'un, à propos de ce plateau, considéré dans son ensemble, voulait prononcer le mot de membrane, le terme serait vraiment satisfaisant ; si, d'autre part, envisageant spécialement la gangue déposée entre les bâtonnets, on disait que nous sommes en présence d'une cuticule perforée, je ne vois pas ce que nous aurions à objecter. Mais conservons comme fil d'Ariane la définition de l'école de Carnoy : la formation pariétale en question appartient, sans contestation possible, à la catégorie des plateaux, parce que l'œuvre de chaque cellule est parfaitement délimitée. Délimitée comment ? grâce au ciment interstitiel si bien visible sur nos préparations. La rétraction même, que le plateau subit fréquemment après la fixation, isole mécaniquement le couvercle spécial à chaque cellule.

Deuxième exemple : zone ciliée profonde de l'endostyle chez les Tuniciers, planche XXIII, figure 13. Les cellules portent encore une brosse, ou plus exactement, l'épithélium porte une bordure en brosse. Voici la raison de cette restriction : chaque cellule ne forme qu'un bâtonnet. Ce bâtonnet unique constitue avec ses voisins une bordure en brosse. Mais il n'est évidemment pas une brosse à lui tout seul ! Suivant les cas, les bâtonnets de la brosse peuvent être noyés ici dans des gangues, très variables par leur densité et leur chromaticité. En *a* et *b* il y a une gangue compacte, en *c* la gangue est tellement claire que, sur les coupes, les bâtonnets subissent des flexions en divers sens.

Cela posé, cherchons à nous appuyer ici, comme tout à l'heure, sur la définition de Carnoy. La part du travail de chaque cellule dans la fabrication du couvercle épithéliale est-elle nettement visible ? Sans aucun doute, puisque chaque cellule a formé un bâtonnet. Mais, si nous envisageons uniquement la gangue intercalaire, sur les dessins *a* et *b*, nous voyons que les limites cellulaires ne se poursuivent pas ici au travers de l'épaisseur du plateau ; il n'y a pas de cordons de ciment interstitiel, pour découper le couvercle général en territoires cellulaires distincts. Par la gangue, le couvercle est parfaitement continu, nous avons sous les yeux une membrane ou une cuticule et nos définitions sont en défaut. Cependant c'est bien-là une bordure en brosse : l'indépendance des bâtonnets en *c* le prouve surabondamment, de même que la présence de granulations supérieures ou bulbes des cils, lesquelles font défaut quand c'est, réellement, la partie

basale du cil lui-même qui traverse une cuticule; (*Cf.* pl. XIX, fig. 5, ou pl. XXI, fig. 24).

Troisième exemple : On va nous dire que nos définitions ne sont en défaut que parce que nous envisageons le cas tout spécial de cellules à un seul cil. Mais elles ne seront pas moins en défaut dans le cas le plus commun, je veux dire lorsqu'il s'agira de l'immense majorité des bordures en brosse. Partout nous pourrons envisager le plateau strié à deux points de vue. Si nous mettons au premier plan le fait que le plateau est constitué par des bâtonnets juxtaposés, ce plateau méritera son nom, puisque les bâtonnets appartiennent nettement à la cellule qui les a développés. Lorsque d'ailleurs on dissocie l'épithélium, chaque cellule emporte sa bordure individuelle. Mais, si on se rend compte que, ce qui constitue le couvercle épithélial, c'est en définitive la gangue intercalaire, en l'absence de laquelle il n'y aurait pas de couvercle du tout, on envisagera cette gangue pour elle même. Alors on s'apercevra qu'on a sous les yeux une véritable membrane en cuticule, dans laquelle la part des cellules respectives ou sera pas plus marquée que dans le second exemple. Il était marqué dans le premier exemple, par le fait du ciment interstitiel. Ici ce ciment ne pénètre pas dans l'épaisseur du plateau. Encore une fois, voilà une bordure en brosse classique qui, pour l'école de Cauxoy elle-même, va être, en même temps, une cuticule classique perforée.

On voit combien nous avions raison, dans notre § I, de renvoyer dos à dos les tenants de la bordure en brosse et les tenants de la cuticule. Qu'on ne nous accuse pas ici de subtilité : notre intention est précisément de prouver que les cytologistes ont mieux à faire qu'à discuter sur ces problèmes qui, les structures une fois bien connues, ne résident plus guère que dans les mots.

Voilà pour les plateaux striés. Si nous passons au cas, plus simple encore, des plateaux spumeux, nous verrons que, ce qui est un plateau, planche XXIV, figure 15, parce que le ciment interstitiel traverse la masse de la bordure spumeuse, serait, sans changer de caractère, une membrane, pour peu que le ciment interstitiel ne dépassât pas le niveau du cytoplasma. De fait, dans les glandes œsophagiennes de l'Arénicole, planche XIX, figures 9 et 10, nous voyons l'épithélium, probablement syncytial, porter, en guise de couvercle général, une membrane structurée qui ressemble beaucoup

à une bordure spumeuse. Tout près de là, dans l'intestin, la formation pariétale sera faite d'une bordure en brosse : on voit combien ces dispositifs sont contingents.

B. Les membranes et les cuticules ; définitions, structures, signification chimique ou biologique.

Jusqu'ici nous nous sommes servis indifféremment des deux mots de membrane et de cuticule. Si nous voulions donner l'historique complet des travaux, dans lesquels on s'est demandé dans quel sens précis on devait employer l'un ou l'autre de ces mots, ainsi d'ailleurs que certaines autres dénominations apparentées à ces termes généraux, nous nous engagerions dans un travail plus compliqué qu'intéressant. Efforçons-nous de nous orienter rapidement, sans avoir cependant la prétention d'aboutir à quelque chose de bien clair.

Leydig (**1885**) et Waldeyer (**1895**) sont à peu près d'accord pour nous dire que les membranes sont les produits d'une transformation sur place ou d'un durcissement et qu'elles entourent la cellule de tous les côtés, tandis que les cuticules sont le fait d'une sécrétion et recouvrent l'épithélium d'un couvercle superficiel général. Ce sont là, évidemment, des conceptions trop schématiques.

On s'aperçoit, de suite, que les définitions de ces auteurs contiennent deux termes de nature différente et que rien n'oblige à s'accorder : la membrane ou la cuticule devraient être caractérisées *à la fois* par leur emplacement et par leur mode de formation. Examinons tout d'abord ce qui a trait à leur mode de formation.

Leydig et Waldeyer estiment que toute sécrétion va être accompagnée d'une émission de substance hors de la cellule, c'est-à-dire d'une excrétion ; mais cela n'est pas obligatoire. Envisageons le cas de l'œsophage, chez la larve de *Tenebrio molitor* : planche XVIII, figure 2 ou 3, nous voyons la cuticule résulter d'une émission de chitine hors de la cellule ; figure 4 il s'agit d'une fonte cellulaire complète, c'est-à-dire d'une transformation sur place du protoplasma en chitine. Passons au cas du bec de *Sepia*, étudié chez l'embryon. Au point même de l'épithélium où la cuticule prend naissance, elle se fait par la transformation sur place de l'ectoplasma, planche XX, figure 8. Un peu plus loin, dès que la cuticule a atteint une épaisseur notable, la fabrication chimique de la chitine, aux dépens du cytoplasma,

s'accompagne d'une excrétion de la même chitine, au travers d'une pellicule de nouvelle formation. Examinons comparativement le mode de confection de la cuticule œsophagienne chez la larve de *Chironomus*, planche XV, figure 5, et chez la larve de *Tenebrio*, planche XVIII, figure 3. Dans le premier cas, il est difficile de dire si la chitine résulte réellement d'une transformation graduelle du cytoplasma, effectuée sur place et atteignant peu à peu des couches de plus en plus profondes, ainsi que le voulait Van Gehuchten (**1890**) dans le cas très analogue de la *Ptychoptera* larvaire. On pourrait tout aussi bien soutenir que la chitine est excrétée par le cytoplasma (lequel est reconnaissable sur notre dessin à sa couleur assez foncée), au travers d'une couche limite dépourvue de pellicule. Dans le second cas, la pellicule manque également, mais il est incontestable que la chitine est émise à l'état liquide, au dehors de la cellule, et se condense aussitôt.

En somme, qu'est-ce qu'une sécrétion ? c'est une destruction des molécules protoplasmiques, qui se transforment en un produit chimique plus simple et plus stable. Il importe vraiment peu que la destruction soit accompagnée, ou non, d'une évacuation du produit. Comme, dans les divers cas que nous venons de rappeler, le résultat du métabolisme cellulaire est un couvercle épithélial continu, de nature chitineuse, il faudra bien donner le même nom à ces formations protectrices, pratiquement identiques. Ce seront, toutes, des cuticules, d'après l'un des termes des définitions de Leydig ou de Waldeyer, tandis que, d'après l'autre terme, les unes seraient des cuticules et les autres des membranes.

Deux mots sur les membranes basales. Leydig ou Waldeyer leur donneront ce nom non seulement parce qu'elles ne formeront pas à l'épithélium des couvercles extérieurs, mais parce que, suivant eux, elles résulteront d'une transformation sur place, et non d'une émission d'un produit, excrété à travers la paroi basale de la cellule. Or, bien habile serait celui qui nous montrerait en quoi les basales épaisses de l'*Ascaris*, planche XIX, figure 2, ou de l'*Amphioxus*, planche XXV, figure 13, diffèrent, par leur aspect et sans doute par leur mode de sécrétion, de maint couvercle cuticulaire.

Enfin, qu'allons nous dire, quand nous rencontrerons des formations pariétales qui, par leur emplacement, sont des cuticules au sens de Leydig ou Waldeyer, et par leur structure ne ressembent en rien

à des produits de sécrétion ? Il semble, certain, qu'à propos de la membrane cuticulaire des glandes œsophagiennes de l'Arénicole, nous devons parler d'une différenciation et nullement d'une sécrétion. A ce point de vue ce serait une membrane, malgré sa place, et non pas une cuticule.

Néanmoins, si les définitions de Leydig et de Waldeyer ont les mêmes inconvénients que tous les schémas, elles en ont aussi la clarté. On pourra les conserver, semble-t-il, en évitant le plus possible de faire, à l'avenir, porter la discussion sur de simples questions de mots.

Nous devons parler maintenant d'une proposition faite par Schulze (**1896**), proposition moins simple que celle que nous adoptons en principe. L'auteur, se plaçant sur un terrain analogue à celui de O. Hertwig (**1893**) et Bergh (**1894**), nous demande d'appeler membrane, au sens large, tout ce qui formera, au cytoplasma, une enveloppe à double contour. Cette membrane, au sens large, sera une *pellicule, sensu stricto*, si elle enveloppe complètement la cellule ; ainsi la membrane d'enveloppe d'un Infusoire sera une *pellicule*. Elle prendra le nom de *cuticule*, dans la portion limitée à la paroi libre de l'épithélium. Si, au lieu d'être bien limitée du côté du cytoplasma, la membrane se perd peu à peu, sans qu'on puisse dire nettement où elle s'arrête, on l'appellera une *crusta*. Schulze ajoute, d'ailleurs, qu'il ne faut pas confondre sa *pellicule* avec la pellicule physico-chimique qui limite tout cytoplasma du côté de l'extérieur.

Mais voilà une confusion bien fâcheuse : pour désigner la couche limitante du cytoplasma, couche qui va parfois régner sous la cuticule elle-même (pl. XX, fig. 9), nous tenons au mot de pellicule. En revanche nous n'avons aucun besoin de désigner par le mot de *pellicule*, au sens de Schulze, la membrane des Infusoires ; il y a là, en effet, un véritable abus : la cellule d'un Protiste est en réalité conforme à une cellule épithéliale, dont la paroi superficielle ferait tout le tour de la cellule. Pour mettre en valeur, dans l'enseignement, une pareille homologie, qui est fondamentale, il faut désigner, par le même mot, la membrane limitante qui protège une cellule contre le milieu extérieur et celle qui, entourant complètement un Protiste, joue le même rôle vis-à-vis de son cytoplasma. Restituant donc au mot *pellicule* le sens qui lui convient le mieux, nous garderons le

mot de *cuticule* pour désigner la membrane d'enveloppe d'un Protiste, quand elle sera bien délimitée du côté du cytoplasma.

Quant au terme de *crusta*, il n'est pas très heureux. La même cuticule œsophagienne, chez le *Tenebrio* larvaire, serait une *cuticule* au sens de Schulze, dans les figures 2 et 3 de ma planche XVIII; elle deviendrait une *crusta* dans les figures 4 et 5. A côté de cela, Gurwitsch (**1901**), employant la terminologie de Schulze, nous dit que la future bordure spumeuse, dans le pharynx des Amphibiens larvaires, avant d'acquérir des alvéoles bien nettes, est d'abord une *crusta*. Evidemment, la *crusta* que Gurwitsch a en vue n'aura guère de rapports avec la *crusta* de ma planche XVIII, figures 4 et 5, pas plus qu'avec celle de ma planche XV, figure 5, qui mériterait assez bien le nom que Schulze nous propose. Quant à la *crusta* de Gurwitsch, je ne la vois pas sur mes préparations d'Amphibiens larvaires; mais en revanche je trouve quelque chose d'analogue, chez la *Sepia*, aux points où la cuticule commence à apparaître, planche XX, figure 8, *a*. Or qu'est-ce qu'il y a là? Nous voyons, à la limite externe, une pellicule physico-chimique, au sens normal, et, par dessous, un ectoplasma qui est le siège d'une transformation chimique. Nous ne voudrions pas, en employant le mot de *crusta*, assimiler cette formation avec les cuticules du *Chironome* ou du *Tenebrio*, dont nous venons de rappeler les caractères.

La classification de Schulze une fois allégée de la *crusta* et de la *pellicule*, nous retombons, pratiquement, sur celle de Leydig ou de Waldeyer, dont elle ne différera pas essentiellement, le mot *cuticule* se trouvant, par ces différents auteurs, employé pour désigner le couvercle protecteur superficiel, et le mot *membrane* étant, plutôt, réservé aux enveloppes qui ne sont pas au contact avec le milieu extérieur.

On nous saura gré sans doute de ne pas prolonger ces discussions, relatives au langage qu'il convient d'adopter; elles sont indispensables et, pourtant, on a hâte d'en sortir. Passons à quelques considérations sur la structure des cuticules.

Nous allons rappeler l'étude, qu'a faite Korschelt (**1896**), des conditions des glandes séricigènes, chez le Ver-à-soie. Cet auteur estime, contrairement à Gilson (**1890**), que, dans ces conduits, on retrouve, par-dessous la cuticule d'apparence striée, une mince membrane,

suite de celle qui limitait le protoplasma dans la région sécrétrice de la glande. Quant à Gilson, il pense que la cuticule remplace ladite membrane, qu'elle en est la suite, au lieu de lui être surajoutée. Si je consulte mes préparations, planche XVII, figure 11, je suis de l'avis de Gilson. Au premier abord, la chose pourrait sembler assez indifférente ; cependant elle n'est pas sans intérêt ; en effet, si Korschelt est dans le vrai, la cuticule est un simple produit de sécrétion, qui aura traversé, par osmose, la membrane ou pellicule sous-jacente. Pour Gilson, et aussi pour moi, la cuticule est ici le produit d'une différenciation plus compliquée ; c'est une cuticule structurée. Peut être conserve-t-elle, à son intérieur, des tractus de *cytoplasma* vivant ; peut être résulte-t-elle d'une transformation très précise, effectuée au niveau de la couche limite. En tous cas, nous n'avons pas sous les yeux un couvercle, résultant de la simple condensation d'un produit émis à l'état liquide : le dispositif qui est ici réalisé par la cellule est quelque chose de beaucoup plus parfait. En insistant sur ce fait, nous appelons en réalité l'attention sur une catégorie de formations pariétales, tout autres que celles qui sont figurées planche XVIII, par exemple, à propos du *Tenebrio* larvaire, ou encore, tout autres que la cuticule œsophagienne du même Ver-à-soie, planche XVII, figure 8.

Nous venons de rencontrer un type remarquable de cuticule structurée, striée. Il ne s'agit pas ici d'une cuticule perforée, comme on en connaît ailleurs des exemples. Les cuticules perforées, dont nous avons parlé dans ce mémoire, étaient, soit des bordures en brosse engluées, planche XXIII, figure 13, soit des cuticules traversées par les cils, planche XIX, figure 5, ou planche XXI, figures 24 et 25, par exemple. Récemment Schoenichen (**1898**) a décrit une cuticule perforée, dans l'intestin des Crustacés isopodes, en un point où ses prédécesseurs n'en avaient point vu. Je ne peux que me ranger à l'avis de ceux-ci. (*Cf.* pl. XVIII, fig. 6 à 9). La chose n'a d'ailleurs pas grande importance.

Ce qu'il faut mettre en évidence, avant de quitter ce sujet, c'est que des cuticules qui sont, en apparence, parfaitement simples et homogènes, peuvent posséder, réellement, une structure inframicroscopique des plus complexes. Je n'en veux pour preuve que le fait suivant : chez la larve de *Chironomus*, planche XVI, figures 11 à 13, la cuticule chitineuse de la première section de l'intestin terminal est,

comme nous l'avons vu, capable de donner passage à des touffes de cils. Or, sur aucune de mes préparations je n'ai pu mettre en évidence les pores par lesquels passent les cils. Si je ne savais que ces cils sont de nature cytoplasmique, je penserais qu'il s'agit ici de poils cuticulaires ; mais, puisqu'il faut que ces sortes de pseudopodes soient en relation intime avec la substance vivante de la cellule, il n'y a plus qu'à admettre que cette substance se prolonge au travers de la cuticule en y formant un réseau invisible. Nous aurions affaire, ici encore, à une cuticule structurée, et non pas à un simple dépôt de chitine sécrétée d'une façon banale. On voit combien, à mesure qu'il est possible d'approfondir les phénomènes biologiques, ceux-ci nous réservent de surprises.

A propos de la distinction qu'il y a lieu de faire entre les cuticules sécrétées à l'état liquide et les cuticules façonnées d'une manière moins simple, nous rappellerons qu'une structure définie se révèle parfois dans celles-là même qui résultent simplement de la condensation d'une substance fluide. Bütschli (**1892**, **1894**, **1898**) et son élève Sukatschoff (**1899**) décèlent une structure *alvéolaire* dans une foule de cuticules. Peut-être un certain nombre d'entre elles possèdent-elles une structure d'ordre biologique, analogue à celle que les réactifs fixateurs m'ont permis de découvrir dans la membrane des glandes œsophagiennes, chez l'Arenicole. Mais, ce qu'il y a de remarquable, c'est que le cocon de *Nephelis*, résultat d'une sécrétion mucilagineuse banale fournie par le *clitellum*, acquiert lui-même une structure alvéolaire, en prenant de la consistance en dehors de la glande.

On sait que Bütschli s'appuie sur les structures alvéolaires, réalisées par des substances chimiques, pour soutenir que la constitution du cytoplasma n'est rien de plus que le résultat d'un équilibre physico-chimique simple, et qu'elle est identique aux dispositions qu'on peut observer dans le monde minéral. Pour ma part, je suis d'un avis tout différent du sien. Ce n'est pas que je prétende que l'équilibre dans lequel se trouve un cytoplasma quelconque ne soit pas un équilibre physico-chimique : tous les équilibres sont physico-chimiques ! Mais j'estime que la matière biologique, soumise à cet équilibre, a des propriétés que ne possède pas la matière non vivante, la matière mucilagineuse du cocon de *Nephelis*, par exemple. Cette

dernière acquiert un état alvéolaire, pour des motifs plus ou moins analogues à ceux qui donnent cette structure aux mousses de Bütschli. Au contraire le cytoplasma vivant, contractile, capable même de devenir sensible et pensant, est quelque chose de mieux : il est soumis à des forces et possède des attributs moins simplistes.

Envisageons, en nous plaçant à ce point de vue, de quelle façon beaucoup de cuticules doivent être caractérisées comme des appareils strictement biologiques.

Rappelons d'abord que Quinke (**1888**) considère la formation des membranes comme un phénomène purement chimique. Le dispositif, dont il admet la réalisation, pourrait être pris comme type d'une série de dispositifs analogues, tout aussi ingénieux et réalisables. Supposons qu'à la surface du protoplasma il existe une couche huileuse et qu'il parvienne en cette région des substances albumineuses venues de l'intérieur. Au contact de l'eau, ces substances se précipitent et forment une membrane qui bientôt s'épaissit.

Voilà, nous en conviendrons volontiers, une explication qui pourra rendre compte de la formation d'une pellicule ou d'une cuticule banale, telles que celle de la figure 8, planche XVIII. Naturellement elle ne vaudra plus rien s'il faut expliquer l'écoulement d'une chitine fluide au travers de la pellicule, pour former des cuticules de condensation, telles que celle de la figure 3, même planche XVIII ; mais on en trouva aussitôt une autre d'une valeur identique. On dira que le cytoplasma était, du fait de sa constitution chimique, apte à produire de la chitine par destruction de sa molécule, tout aussi bien que d'autres cytoplasmes fabriquent du mucus, ou telles autres substances spécifiques. Mais des explications de cet ordre, il est nécessaire de bien le comprendre, ne sont que des explications chimiques, elles nous renseignent tout juste sur le mode immédiat de formation de la substance cuticulaire.

On fait une tentative plus sérieuse pour pénétrer le sens profond du phénomène, son *sens biologique*, quand on nous dit que la cuticule est le fruit d'une réaction d'ensemble du cytoplasma, à quelque excitation venue du milieu extérieur. C'est ainsi, pour rappeler un exemple tout récent, que Malaquin (**1901**) nous montre la larve du Monstrillide, aussitôt qu'elle a pénétré dans le vaisseau ventral de son hôte, la Salmacyne, s'enveloppant d'une cuticule. Je ne songe pas à nier que nous ne devions attribuer, à quelque exci-

tation venue du milieu ambiant, la brusque apparition de cette cuticule. Nous pouvons admettre que nous sommes renseignés, de cette façon, sur l'agent qui a déterminé les destructions cytoplasmiques, lesquelles à leur tour mettent en liberté les matériaux, relativement simples, dont est faite la membrane. Mais, dès que nous examinons les choses d'un peu plus près, nous nous apercevons qu'un élément du problème nous est inaccessible : pourquoi la portion des téguments qui correspond à la deuxième paire d'antennes ne se comporte-t-elle pas comme le reste du corps? On sait que ces antennes se développent énormément et deviennent des racines absorbantes. En ce point, l'excitation, provenant du milieu ambiant, n'a pas varié : ce qui s'est modifié, ce sont les propriétés du cytoplasma. Or, normalement, le cytoplasma des antennes est tout aussi apte à former une cuticule que celui des portions voisines. C'est donc qu'un élément nouveau est intervenu : il y a là tout autre chose qu'une action physico-chimique immédiate[1].

[1] A la page 210, MALAQUIN explique l'accroissement extraordinaire des antennes et leur organisation en racines absorbantes, par la seule action du milieu : le milieu agirait comme s'il attirait la substance cytoplasmique et produirait, par suite, une *action morphogène*. Rien de plus simple, paraît-il. Quant à nous, nous avouons ne comprendre qu'insuffisamment ce qu'on nous explique ici. Quelles sont, dans le cas présent, les forces immédiates qui agissent? Croit-on véritablement qu'il existe une force attractive, s'exerçant, à partir du milieu ambiant, sur la substance cytoplasmique? Evidemment non, et on ne nous parle que par figure. Si cette force attractive existait, le corps du parasite se recouvrirait irrégulièrement d'expansions de forme quelconque. Il s'agit ici de quelque chose de tout différent : l'animal parasite a besoin de se nourrir ; en conséquence, il développe ses antennes comme des racines. Ce développement est le fait de ses propriétés spécifiques. Entre le besoin de se nourrir (chose que nous saisissons sans trop de peine), et le fait que les cellules prolifèrent, dans une place déterminée, de façon à organiser les racines (organisation que MALAQUIN peut suivre sur ses préparations), il y a place pour une inconnue, inaccessible à nos sens; cette inconnue, c'est l'action coordinatrice centrale. C'est elle qui est *morphogène*, bien plus que le milieu. Donc, la *mécanique du développement* de ROUX, qu'invoque MALAQUIN, ne nous explique rien du tout. Nous non plus, nous n'expliquons rien, mais nous tâchons de faire voir où est l'énigme : ELLE N'EST PAS HORS DE L'ÈTRE, MAIS EN LUI.

Quelques lignes plus loin, MALAQUIN va être obligé, lui-même, d'avoir recours à l'hérédité, considérée comme un *quid proprium*, pour rendre compte du développement des futurs membres. A ce moment, il invoque, en réalité, la force centrale dont nous parlons nous-même, car l'hérédité, ce n'est qu'un mot ; les membres se développent en raison des *propriétés actuelles* du cytoplasma Monstrillide. — Les antennes nourricières faisaient de même. — Or, ces propriétés actuelles, en vertu de la qualité, dont nous constatons partout que la matière *vivante* est douée, se synthetisent dans une force centrale unique, c'est-à-dire dans l'activité spécifique de l'animal considéré.

Nous saisissons l'occasion qui nous est offerte ici de faire comprendre, par un exemple précis, sur quel point nous estimons que doit porter la discussion entre les naturalistes : Quand bien même la première explication de MALAQUIN serait bonne,

Cet exemple nous fait comprendre comment la production des cuticules peut être un phénomène subordonné au travail de la force biologique centrale, tout comme vont l'être, chez la même larve Monstrillide, les phénomènes physico-chimiques qui aboutiront à la constitution des membres, ainsi qu'à l'achèvement de toutes les parties du corps destinées à la vie libre que mènera l'animal adulte.

Mais nous pouvons citer un cas encore plus typique. L'exemple qui précède était, à notre point de vue actuel, un exemple négatif : il s'agissait de faire voir comment une partie déterminée du corps se refuse à subir la cuticularisation. Examinons maintenant comment une région cytoplasmique bien définie, qui n'est soumise à aucune excitation particulière, de la part du milieu ambiant, va se montrer capable de sécréter une formation cuticulaire, étonnamment adaptée à une fonction aussi étrange que possible. Nous voulons rappeler ici la remarquable observation de M. Delage (**1884**), relative à la fabrication, par la larve *Cypris* de la Sacculine, de son dard, au travers duquel elle injecte sa propre substance au Crabe qui va devenir son hôte. Le fait est dans toutes les mémoires. J'écris cette page au lendemain du jour où M. Delage nous a, pendant une de ses leçons publiques, permis d'admirer une préparation, datant de près de vingt années, et pourtant aussi démonstrative qu'au premier jour : le dard est achevé; sa pointe, taillée en biseau, à la façon de la canule d'une seringue de Pravaz, a percé la membrane basilaire d'un des poils du Crabe; elle s'apprête à pénétrer plus avant dans l'épaisseur des téguments. Or, si ce sont des actions intermoléculaires immédiates qui, chimiquement parlant, ont amené la production de la chitine du dard, c'est une force biologique centrale qui a réglé l'ordre dans lequel ces actions chimiques devaient s'exercer. (*Cf.* à propos de cette notion de l'ordre, A. Gautier (**1898**).

J'aurais mauvaise grâce, après avoir rappelé cet exemple si remar-

alors que nous pensons qu'elle est insuffisante, ce même Malaquin se heurte, presque aussitôt, au mystère vital. Nous, nous prétendons que ce mystère est le mystère de la *force spécifique*, cause des mouvements par lesquels un être manifeste son activité; c'est pourquoi, *actualisant* ce que d'autres nomment *hérédité*, nous plaçons au centre de la biologie le problème de la *force coordinatrice*.

On nous répondra que le mot hérédité a un sens plus étendu que le mot de coordination biologique, en ce qu'il exprime l'idée que l'état actuel provient d'un état précédent. Ce sera donc que le mot hérédité dissimulera deux mystères au lieu d'un seul. Mais le problème principal reste celui de la force coordinatrice. En effet, pour comprendre comment les qualités actives d'un être ont pu se modifier dans le cours des siècles, il faudrait savoir quelle est l'essence même de ces qualités.

quable, le plus caractéristique peut-être que l'on puisse rencontrer, à parler longuement des cas intéressants que je pourrais relever dans mes préparations. Je dois en citer quelques-uns cependant, pour ne pas paraître me dérober à une tâche délicate; il me suffira d'ailleurs de renvoyer à l'explication de mes planches.

Trois sortes de phénomènes doivent arrêter notre attention :

Dans un premier cas, nous avons simplement lieu de nous étonner que des cuticules se constituent, alors qu'aucun excitant extérieur n'a pu provoquer leur apparition; mais ces cuticules restent banales, au point de vue de leur forme. Citons la cuticule œsophagienne ou valvulaire de la larve de Bombyx, apparue avant que l'animal ne se soit servi de son tube digestif. (Cette cuticule n'est représentée que chez une larve âgée, planche XVII, fig. 8; mais j'en ai constaté la présence au moment même de l'éclosion). La cuticule des conduits excréteurs de la soie, chez le même animal, est, elle aussi, très bien développée avant que la glande n'ait fonctionné, planche XVII, fig. 11.

En second lieu, nous rappellerons l'adaptation remarquable dont la chitine est susceptible, au point de vue de sa constitution chimique. Il suffit de réfléchir aux diverses sortes de cuticules qu'on rencontre, sans même quitter la valvule cardiaque de la larve de Chironome (pl. XV, fig. 2 à 5). Nous verrons, au paragraphe suivant, que la chitine est capable, dans certains cas, de se solidifier avec un retard plus ou moins considérable. Ce n'est donc pas quelque chose de si simple, malgré les apparences, que de voir la chitine œsophagienne constituer une cuticule adhérente. Avec un tant soit peu plus de retard dans la solidification du produit sécrété à l'état liquide, les choses se gâteraient tout à fait pour l'épithélium. Mais ce n'est là rien encore : toute cuticule qui revet un sphincter, tel que celui que forme la paroi œsophagienne au niveau de la valvule cardiaque, doit conserver sa souplesse : il en est ainsi chez le Chironome, tout comme, par exemple, chez le *Tenebrio*. Mais, chez le premier, les choses se compliquent, du fait que la chitine de la paroi valvulaire réfléchie, doit, au contraire, rester rigide. Aussi voit-on la cuticule changer de caractère, sur la crête même de la valvule ; la modification de ses propriétés chimiques se traduit par l'énergie avec laquelle elle retient la fuchsine à partir de ce point précis : (*Cf.*, pl. XV, fig. 2).

Enfin la troisième remarque, que nous ferons ici, a trait à la forme même que revêtent les cuticules, lorsqu'elles contribuent, pour une part essentielle, à donner à un organe sa physionomie propre. Il suffit de rappeler, outre l'appareil lamineur du chironome larvaire, le bec de la *Sepia*, planche XX.

D'ailleurs, dans les exemples du genre de celui-ci, nous trouvons réunis les trois caractères par lesquels une cuticule se manifeste à nous, comme une œuvre véritablement biologique : 1° la chitine est sécrétée en un point où aucun excitant étranger n'en provoque l'apparition ; 2° elle possède une constitution chimique propre à faire de la mandibule un appareil masticateur résistant ; 3° enfin, elle se produit d'une manière parfaitement réglée en chaque point de l'épithélium et façonne un organe d'une forme rigoureusement définie. Nous autres, pour en faire autant, nous aurions besoin d'un moule préalable ; mais où sont les moules qu'emploie la nature ?

§ IV. — Formations cuticulaires à distance.

Nous parlerons principalement, dans ce paragraphe, de la *membrane peritrophique*. C'est à cette membrane que convient admirablement cette définition : une *cuticule à distance*.

Dans les cuticules sécrétées à l'état fluide ou semi-fluide (pl. XV, fig. 3, 5 ; pl. XVII, fig. 8 ; pl. XVIII, fig. 2 à 5), nous voyons la chitine s'épaissir, soit immédiatement, de façon à former une couche homogène et rigide (pl. XV, fig. 3), soit peu à peu, afin de constituer un couvercle à la fois souple et résistant. Notre réactif principal, l'hématoxyline ferrique, nous a permis de mettre parfaitement en évidence les diverses couches en lesquelles se décompose alors la cuticule ; nous avons vu ces couches conserver d'autant mieux la couleur qu'elles étaient plus denses et, sans nul doute aussi, plus rigides.

Mais si la chitine est d'une composition chimique telle, qu'elle ne se coagule que lentement, il ne se fera plus de cuticule adhérente. Divers cas se présenteront. Tantôt la chitine pourra s'appliquer, comme un vernis, sur un organe placé à quelque distance de l'épithélium sécréteur, tantôt elle constituera, par elle-même, une formation autonome, une membrane plus ou moins définie.

C'est ainsi que Rössler (**1885**) nous montre une chitine de transport, allant recouvrir les denticules de la *radula*, chez les Mollusques

céphalophores. Ces denticules, en partie constitués par une chitine fixe, se trouvent ainsi émaillés et renforcés.

D'une manière analogue, ainsi que nous l'avons vu sur la planche XX, une substance chitineuse semi-fluide, que sécrètent les parois de la cavité buccale, consolide, par l'extérieur, la mandibule ventrale du bec, chez l'embryon du *Sepia*.

Très souvent, c'est une chitine fluide qui se dépose à la surface d'un œuf pour former sa coque, ou qui détermine l'adhérence d'un être avec quelque support. (*Cf.* les Cirrhipèdes).

Un cas bien remarquable, d'une coagulation de la chitine en une membrane autonome, est celui que M. Delage (**1884**) a étudié chez la Sacculine. L'auteur pense d'ailleurs que le même dispositif doit se trouver réalisé chez beaucoup de Crustacés inférieurs. Il s'agit de cette membrane plissée que l'animal expulse au moment de la ponte et qui, restant adhérente à l'orifice vulvaire, se dilate considérablement pour constituer une enveloppe générale, à l'intérieur de laquelle les embryons traverseront les premiers stades de leur développement.

La *membrane péritrophique*, ou *sac alimentaire*, le *Trichter* des Allemands, qui se rencontre fréquemment, mais pas d'une façon constante, chez les Insectes adultes ou larvaires, n'est pas essentiellement différente, au point de vue de la morphologie générale, des formations que nous venons de citer. Son allure propre résulte de la nature de l'organe dans lequel elle prend naissance. Elle reçoit les aliments qui s'y introduisent au sortir de l'œsophage. Ceux-ci, qui déjà se trouvent imbibés par le produit des glandes salivaires, subissent encore, à son intérieur, l'action des ferments que sécrète l'intestin moyen. Les ferments y pénètrent par osmose, et c'est de la même façon que les substances assimilables sortent du cylindre chitineux, afin d'arriver au contact des épithéliums absorbants. Les substances insolubles se trouvent transportées jusqu'à l'anus sans quitter l'intérieur du sac alimentaire.

La membrane péritrophique peut se constituer de deux façons. Tantôt l'épithélium de l'intestin moyen prend part, dans son ensemble, à la formation du sac, tantôt cette fonction est dévolue aux cellules d'une région spéciale, placée au sommet de l'intestin moyen. Les auteurs qui se sont occupés de la question ont généralement admis l'un de ces deux modes à l'exclusion de l'autre ; Balbiani (**1890**), cependant, avait deviné qu'ils pouvaient être mis en usage l'un

comme l'autre, selon le type considéré. Les observations faites jusqu'à présent sont toutes restées incomplètes au point de vue cytologique.

Pour faire l'historique des travaux relatifs à la membrane péritrophique, mettons tout d'abord à part les auteurs qui ont vu le sac alimentaire sans rien savoir au sujet de son mode de formation :

Ramdohr (**1811**) l'a entrevu chez *Hemerobius perla*. Darwin (**1851-1854**) l'a aperçu chez les Cirrhipèdes. N. Wagner (**1863**) l'a observé chez une larve vivipare de *Cecidomya*. Voici son texte : « Au travers de la totalité de l'intestin s'étend un tube spécial, indépendant des parois, lequel paraît prendre la place de la muqueuse. » (p. 518). Ce cylindre membraneux faisait beaucoup de plis, et par suite avait une longueur totale supérieure à celle de l'intestin. Gilson-Carmichael (**1885**), qui rencontre la péritrophique chez les Myriapodes, en parle comme d'une membrane sans structure, dont il ignore l'origine. Visart (**1891**) et (**1894**) la signale chez les Orthoptères et chez les Chilognathes. Miall (**1895**) se figure que les sucs, provenant de la dissolution des aliments sous l'action de la salive, sortent du cylindre par son extrémité inférieure qui serait libre, puis remontent le long du manchon annulaire, au contact de l'épithélium de l'intestin moyen.

Une autre série d'observateurs juge que la membrane est sécrétée sur place. Dans un certain nombre de cas, ils sont parfaitement dans le vrai.

Tulk (**1843**) l'étudie chez le *Phalangium*. Plateau (**1876**) la voit chez les Myriapodes, sans pouvoir comprendre comment elle prend naissance.

Schiemenz (**1883**) examina l'intestin des Abeilles. Il rencontra la membrane péritrophique chez l'Insecte parfait comme chez la larve. Chez l'*imago*, rien ne lui indiqua quel pouvait en être le mode de formation. Chez la larve, il crut apercevoir à la surface du cylindre chitineux des impressions polyédriques et en déduisit que la membrane était faite avec les plateaux cuticulaires. (V. sa p. 80).

Frenzel (**1886**) ne possède, sur la membrane péritrophique, que des notions erronées. Il pense qu'elle résulte d'une coagulation en masse des albuminoïdes, provenant de l'action du suc gastrique sur les aliments ingérés. Il reproche à Schiemenz d'avoir émis l'opinion que la membrane sert à protéger l'épithélium contre l'action méca-

nique des aliments durs et rugueux. Frenzel se trompe ; c'est Schiemenz qui a raison contre lui. Mais à son tour Schiemenz avait le tort de confondre le sac alimentaire avec une *intima*, et Frenzel lui a fait observer, à bon droit, qu'il ne s'agissait certainement là d'aucune formation du genre des plateaux cuticulaires. En effet, si Frenzel n'a pas bien connu la membrane péritrophique, il possédait les données les plus précises et les plus exactes sur les bordures en brosse, souvent ciliformes, qui, malgré la présence du cylindre chitineux, restent parfaitement intactes à la surface des cellules.

Mingazzini (**1889**), chez les larves des Lamellicornes phytophages, estima que la péritrophique représentait la sécrétion des cellules muqueuses [?].

Balbiani (**1890**) déclara que, chez certains types, la membrane était un produit de l'intestin moyen tout entier, tandis qu'ailleurs il en était autrement. Voici comment il s'exprime au sujet du *Cryptops* : « Je pense, comme Plateau, qu'elle est une sécrétion de l'intestin moyen et j'ajoute, bien que Plateau ne semble pas disposé à admettre cette opinion, qu'elle se forme à la surface des cellules épithéliales proprement dites. On observe, partout où elle est à plat, des plaques plus ou moins étendues, qui semblent formées de petits éléments cellulaires, probablement détachés de la couche épithéliale sous-jacente [?]. » (Pl. XXXI, voir sa fig. 22, *mp*). Au contraire, chez la larve de Chironome, il a vu que la membrane adhérait à la valvule cardiaque, sans reconnaître où et comment elle prenait naissance.

Verson (**1870**), qui l'observait chez le Ver-à-soie, la considérait comme une formation cuticulaire. En **1897** il en parle non moins inexactement (voir sa page 945). Sans doute il s'élève avec raison contre l'opinion de Frenzel, rapportée ci-dessus ; mais il se figure que la membrane s'accroît par l'apport d'une substance que fournissent les vésicules de sécrétion. C'est ainsi qu'il explique que Schiemenz ait pu voir à la surface de la membrane des impressions laissées par les cellules.

Il doit y avoir dans cette dernière appréciation une part de vérité ; en effet quand on fixe un intestin duquel la membrane péritrophique n'a pas été retirée, le liquide fixateur ne parvient que lentement au contact de l'épithélium, les cellules sont fort mal conservées et on observe réellement les aspect que Verson a eus sous les

yeux. Il est donc fort probable que Schiemenz et même Balbiani ont obtenu des préparations analogues. S'il en est ainsi, ces trois auteurs ont, au même titre, considéré comme normaux des aspects tout à fait artificiels.

La plus grande erreur de Verson a été de croire que la membrane péritrophique ne s'étendait pas jusqu'au sommet de l'intestin moyen. Il estima que, dans l'espace périphérique, les sucs, sécrétés par l'intestin, allaient former des courants ascendants, de façon à pénétrer dans le sac chitineux par l'extrémité supérieure.

Voinov (**1898**), à propos des larves d'Odonates, cite quelques auteurs antérieurs, mais n'a guère d'opinion personnelle. Il penche vers l'hypothèse que la membrane dériverait d'un décollement des plateaux.

Miall et Shelford (**1897**), chez *Phalacrocera* et *Dicranota*, estiment que la membrane est un produit de l'intestin moyen.

Nazari (**1899**) a bien vu que la membrane péritrophique ne formait pas, chez le Ver-à-soie, un sac largement ouvert à ses deux extrémités et suspendu, on ne sait comment, dans l'intérieur de l'intestin, avec les parois duquel il ne contracterait nulle part des adhérences ; il tombe dans une erreur inverse : Il en fait une véritable *cuticule*, accolée au plateau des cellules et en continuité de substance avec les cuticules des intestins antérieur et postérieur. Par suite il ne voit pas que, tout autour du sac alimentaire, il existe un espace libre. Cet espace, pour être bien plus faible que chez le Chironome, n'en a pas moins une existence réelle. Notre dessin, planche XVII, figure 10, est fait d'après une région où cet espace était très réduit ; mais il n'en est pas de même partout. Notamment, lorsque la paroi intestinale forme des replis ouverts du côté du tube digestif, la membrane ne pénètre pas à leur intérieur.

Anglas (**1900**), qui étudie les Abeilles et les Guêpes, possède, tant sur la nature exacte du plateau que sur celle de la membrane péritrophique, des notions très incomplètes. Nous avons vu qu'il ignorait la bordure en brosse; quant à la membrane péritrophique, il juge qu'elle est le fait d'une délimitation, d'un décollement de la cuticule. (*Cf.* Voinov). A la suite d'une sorte d'élimination de la partie libre de la cellule, élimination dont il a cru constater l'existence et qui paraît correspondre simplement à une altération sarcodique extrêmement prononcée, c'est-à-dire qui paraît être le résultat de

fixations défectueuses, Anglas pense que la cellule se reconstitue de la façon suivante : « La partie basilaire avec le noyau se limite nettement vers l'intérieur de l'intestin, se réorganise en cellules cubiques en reformant un plateau qui sécrète de la chitine... Celle-ci, dont l'épaisseur croît constamment, sera, de temps à autres, partiellement rejetée par des mues. De ce fait, des sortes de feuillets chitineux s'isolent par délamination, plus ou moins concentriquement » (p. 415, v. sa pl. XX, fig. 21 et 22).

En observant les dessins que donne l'auteur, on s'aperçoit effectivement que la bordure en brosse n'y est pas représentée et que toute la partie superficielle des cellules se montre comme un magma, lequel arrive au contact de la membrane péritrophique. C'est l'exagération des erreurs de Verson.

Passons maintenant aux auteurs qui ont localisé la formation de la membrane péritrophique dans les régions supérieures de l'intestin.

Pagenstecher (**1864**) croit que la membrane péritrophique des larves de Mouches est peut-être sécrétée par les glandes salivaires. (voy. sa p. 408).

Meczníkow (**1866**), chez les larves vivipares de Cecidomyes, s'aperçoit que c'est un produit chitineux, et le juge, à tort, en continuité directe de substance avec la cuticule de l'œsophage. En revanche il reconnaît la véritable fonction de ce sac alimentaire (voy. sa p. 407, planche XXIV, figure 1). Sa figure est un simple schéma inutilisable.

A. Schneider (**1887**) entreprit une étude assez générale, tant de la valvule cardiaque que de la membrane péritrophique, mais ses dessins ne sont que des croquis sommaires. (La valvule cardiaque est le *Rüssel* des Allemands). Il estime que le sac alimentaire est en continuité avec le bord inférieur de la valvule cardiaque, dont la chitine, d'abord très molle, durcirait assez vite, en se prolongeant en un cylindre par le bas. Le cylindre sera expulsé en entier à chaque mue.

Balbiani (**1890**) appuie l'opinion de Schneider pour ce qui concerne la larve de Chironome (voir sa note page 32). Pas plus que cet auteur, il ne voit le véritable mode de formation de la membrane.

Van Gehuchten (**1890**) décrit, chez la larve de *Ptychoptera contaminata*, une valvule cardiaque assez compliquée. A un certain niveau, dans la paroi réfléchie de la valvule, la chitine s'épaissit en anneau et se munit de denticules. En face de cet anneau, la paroi

externe du proventicule, qui appartient à l'intestin moyen, est constitué par des *cellules sécrétantes* (autrement dit, l'auteur y voit des vésicules sarcodiques). Il pense que ces cellules particulières servent à sécréter la chitine de la membrane péritrophique, mais il n'a pas pu constater le fait avec précision. Il se demande si les dents chitineuses de la paroi valvulaire réfléchie ne seraient pas destinées à exciter à la sécrétion les cellules qu'il considère comme productrices de la membrane péritrophique. (Ce serait là un stimulus tout à fait extérieur et immédiat, mais quelque peu brutal !)

Cuénot (**1895** *b*), le premier, a désigné d'une façon précise les cellules placées tout au début de l'intestin moyen, comme les cellules mères de la membrane péritrophique. Il a constaté l'existence de la membrane, à peu près chez tous les Orthoptères [1]. Son dessin, planche XII, figure 7, est relatif au cas de *Forficula*. Il est malheureusement trop petit et nullement cytologique. On voit la membrane péritrophique appliquée sur les cellules mères, à peu près à la façon d'une feuille de papier à demi décollée : de là la chitine glisse sur la paroi réfléchie de la valvule cardiaque, en constituant le manchon, dans lequel les aliments vont s'engager. A défaut d'autres renseignements, nous supposons que la chitine est, ici comme chez le Chironome, sécrétée à la façon d'une gelée, qui bientôt s'amincit en se moulant sur la cuticule valvulaire. Les choses se passent sans doute ainsi que nous le décrivons nous-même, mais d'une façon plus simple, puisque Cuénot n'a reconnu l'existence d'aucun appareil lamineur.

Sadones (**1895**), à propos des larves d'Odonates, parle d'un anneau spécial de cellules épithéliales placées tout au sommet de l'intestin moyen et qui seraient, probablement, chargées de sécréter la membrane péritrophique, mais il ne précise pas davantage.

Miall et Shelford (**1897**) estiment à tort, avec A. Schneider et Balbiani, que, chez la larve de Chironome, la membrane péritrophique est en continuité de substance avec le bord de la valvule cardiaque [2].

[1] Cuénot cite Adlerz (**1890**) comme ayant observé cette formation chez *Phyllodromia, Periplaneta, Bacillus, Locusta, Forficula.*

[2] Avant de terminer cet historique, donnons quelques renseignements sommaires, applicables à des groupes autres que les Insectes et les Myriapodes.

Schneider nous dit que la membrane péritrophique se retrouve chez des Mollusques. Il l'a vue chez *Lymnæa, Limax, Helix*. S'agit-il ici également d'une membrane bien définie ? Nous n'en savons pas davantage sur ce sujet.

Cuénot (**1895** *a*), à propos des Crustacés décapodes, nous parle de la valvule en

Il nous suffira de renvoyer, d'une part à la planche XVII, figure 10, d'autre part à la planche XV, figure 2, 3, 4 et 6, pour indiquer ce que nous ajoutons, dans ce mémoire, à ce que l'on savait avant nous, au sujet de la membrane péritrophique. D'une part nous éliminons un certain nombre de notions erronées, d'autre part nous saisissons, sur nos préparations, la chitine au moment même où, sous la forme liquide, elle vient de quitter, par osmose, les cellules qui la sécrètent; enfin, en décrivant l'appareil annexe qui se trouve chez le Chironome, nous enrichissons d'une unité la collection des faits biologiques.

Nous regrettons de n'avoir pas eu, jusqu'à présent, le loisir d'instituer des recherches d'histologie comparée, destinées à montrer par quels intermédiaires on passe du mode très grossier, suivant lequel la membrane se constitue chez le Ver-à-soie, à l'appareil minutieux et parfait réalisé chez le Chironome. Tout ce que nous pouvons dire sur cette question, pour le moment, c'est que le dispositif, étudié par Cuénot, représente évidemment un degré intermédiaire dans la différenciation. Jusqu'à quel point des recherches de ce genre rendraient-elles de réels service à l'égard de l'établissement des relations phylogénétiques qui peuvent exister entre les différents groupes d'Insectes, c'est ce qu'il n'y a pas lieu de chercher à deviner. Cependant, dans le cas actuel, comme dans beaucoup d'autres, il se pourrait qu'on aboutît simplement à admettre que, dans les divers ordres, la différenciation s'est faite, indépendemment de ce qui pouvait se passer ailleurs.

Qui donc voudrait tirer des conclusions d'ordre phylogénétique du fait que la formation de la membrane péritrophique, chez le Ver-à-soie, paraît représenter un stade de début, tandis que le Chironome n'a plus aucun progrès à faire à cet égard ? Il est à craindre que, même après avoir accumulé beaucoup d'observations, nous n'en sachions jamais plus long sur le pourquoi de ces inégalités dans la marche du progrès.

C'est plutôt au point de vue de la Morphologie comparée qu'il y

cornet, qui suffit, malgré son peu de développement, à protéger l'intestin moyen très court, réduit, en somme, à la région où débouchent les conduits hépatiques. En dehors de cette valvule, on trouve aussi une membrane péritrophique chez le Crabe ou l'Ecrevisse ; on la voit parfois sortir par l'anus. Cuénot pense qu'elle est sécrétée par les glandes du bourrelet intestinal. (Frenzel avait vu cette membrane chez les Crustacés.)

aurait intérêt à rechercher si, ce que nous sommes convenus d'appeler la nature, se tire d'affaire souvent avec autant d'habileté que chez le Chironome, à connaître les dispositifs que les êtres respectifs peuvent réaliser, à préciser la part que prennent à l'œuvre commune, chez les uns et chez les autres, les divers territoires épithéliaux.

Quant à la Biologie générale synthétique, le peu que nous avons dit en décrivant nos planches suffira, pensons-nous, à montrer que la question l'intéresse au plus haut point.

§ V. — Formations pariétales intracytoplasmiques.

Chez la larve de Chironome, en dessous de la bordure en brosse, nous avons fréquemment représenté, planches XV et XVI, comme une seconde bordure en brosse, qui équivaudrait à l'image de la première, vue, comme dans un miroir, au travers de la paroi libre de la cellule. La bordure en brosse est extérieure à la cellule, du fait que les bâtonnets, lorsqu'ils sont libres, se dressent dans le milieu ambiant ; au contraire la zone sous-jacente au plateau, dont nous parlons maintenant, est intérieure à la cellule : en effet, par leur pied, les bâtonnets de la brosse se continuent avec la pellicule cellulaire.

La zone ectoplasmique est, normalement, quelque chose de très net, de très simple : avec grande raison, l'école de Carnoy l'interprète comme une portion du réticulum, différenciée de façon à renforcer la paroi. C'est à peine s'il y aurait lieu de revenir sur ce sujet, s'il ne fallait pas rectifier des interprétations erronées et signaler certains cas qui s'écartent du schéma général. Nous limiterons notre historique à quelques travaux spécialement intéressants.

Thanhoffer (**1874**) pensait que la zone striée résultait de l'invagination des filaments pseudopodiaux, que la cellule intestinale émettait au dehors, pour englober les gouttelettes graisseuses. Cette opinion est d'autant plus inexacte que la couche striée existe chez les cellules privées de la bordure en brosse : c'est ce qu'a bien vu Bolsius (**1891**) dans les organes segmentaires des Hirudinées. Il figure un réticulum dont les filaments, allant en s'épaississant à mesure qu'ils se rapprochent de la paroi, sont plus ou moins alignés, plus ou moins nettement tronqués, de façon à limiter un ectoplasma bien différencié. Cette disposition se retrouve, aussi marquée, au voisinage de la paroi basale.

C'est en somme un ectoplasma strié inférieur que nous avons

observé dans la section I du ventricule chylifique, chez la larve de Chironome, planche XVI, figures 2 et 3. Il est encore beaucoup plus net que les formations qu'a figurées Bolsius.

Van Gehuchten (**1890**) a rencontré fréquemment la zone ectoplasmique chez la larve de *Ptychoptera :* mais il a cru avoir affaire à des bordures en brosse à deux ou même à trois étages. Autrement dit, il a reporté le niveau de la paroi cellulaire à la partie inférieure de la zone ectoplasmique striée. Il semble que la tendance à placer des membranes à la limite inférieure de ces zones spéciales ait été commune à plusieurs naturalistes, se rattachant à l'école de Carnoy ; nous la signalerons chez Gilson (**1890**). Cet auteur figure de la sorte la zone striée qui, dans les conduits excréteurs des glandes séricigènes, chez le Ver-à-soie, règne en dessous de la belle cuticule dont nous avons parlé plus haut. On voudra bien se reporter à notre planche XVII, figure 11, où nous représentons cette zone, sans aucune membrane limitante à sa base. Van Gehuchten a encore pris, pour une bordure en brosse, la portion superficielle du réticulum, dans l'intestin terminal de la *Ptychoptera* larvaire. Mais, cette fois, il ne limitait point cette couche par une membrane du côté du cytoplasma : il pensait, au contraire, avoir sous les yeux une bordure en brosse, appartenant à une catégorie spéciale, caractéristique des cellules absorbantes. En réalité les bordures en brosse ne sont jamais intracellulaires. Si nous nous reportons à notre planche XVI, figure 14, ou encore à notre planche XVIII, figure 9, nous aurons une idée de ce que Van Gehuchten a, vraisemblablement, observé. La première des deux figures, auxquelles nous faisons allusion ici, a trait à la région même qui correspond, chez le *Chironomus*, à celle que Van Gehuchten a examinée chez la *Ptychoptera*. Ce dessin présente un intérêt spécial : il nous prouve que nos réactifs fixateurs fabriquent parfois artificiellement des zones ectoplasmiques nettement individualisées, dans des cas où la cellule vivante présentait simplement une couche de fibrilles coniques, pénétrant très loin dans la masse de l'endoplasma.

Schoenichen (**1898**), à propos de l'intestin des Oniscides, croit que la zone striée a pour but de faciliter, mécaniquement, l'expulsion de la cuticule au moment de la mue. Nous lui répondrons que beaucoup de cellules, dont la cuticule tombe périodiquement, sont privées de zone ectoplasmique striée : il nous semble même que c'est la règle ; d'autre part cette zone existe très fréquemment, sous des bordures en

brosse, en des points où elle ne peut jouer aucun rôle mécanique, du genre de celui qu'imagine Schœnichen.

Pantel (**1898**) interprète la zone ectoplasmique striée comme une bordure en brosse de nouvelle formation, destinée à remplacer le plateau existant. Cette interprétation est sans fondement. En parcourant la série de nos planches, on rencontrera des bordures en brosse dépourvues de zone ectoplasmique striée ; l'inverse se produit également. Exemple de la première disposition : planche XVI, figure 10 ; exemple de la seconde : planche XVII, figure 11, planche XVIII, figure 9.

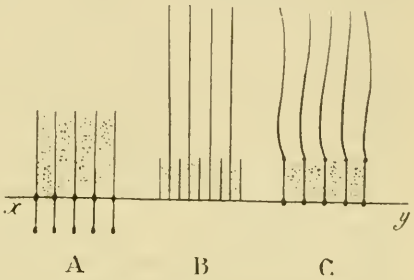


Fig. 4. — A. Observation d'Heidenhain : bordure en brosse et zone intracytoplasmique striée ; cette dernière, avec des granulations chromatiques en haut et en bas des bâtonnets ectoplasmiques, ressemble à un plateau. B. Observation de Zimmermann : Bordure en brosse et filaments pseudopodiaux. C. Bordure en brosse ciliée normale.

Heidenhain (**1899** *c*), dans l'intestin de la Grenouille, rencontre, en dessous d'une bordure en brosse importante, une zone ectoplasmique, dans laquelle les bâtonnets sont sidérophiles et se montrent pourvus d'une granulation à chacune de leurs extrémités. Nous reproduisons ici, *figure 4, A*, le schéma d'Heidenhain : *xy* représente le niveau de la paroi cellulaire. Cela posé, l'auteur rappelle l'observation de Zimmermann (**1898**), qui, dans le colon de l'Homme, voit sortir des pseudopodes, entre les bâtonnets du plateau, (*Cf. figure 4, B*). Heidenhain se demande si l'observation de Zimmermann ne devrait pas être interprétée dans le sens de *A* : ce que Zimmermann a pris pour une bordure en brosse serait une zone ectoplasmique, ses pseudopodes redeviendraient une simple bordure en brosse. Il est certain que le dessin que donne Zimmermann rappelle un peu les soi-disant bordures en brosse à deux étages de Van Gehuchten.

En dehors de cette remarque d'Heidenhain, son observation est fort intéressante et mérite de nous arrêter un instant. Comparons en effet son dessin *A* avec le croquis *C* de notre *figure 4* : tandis que *A* représente un plateau normal et une zone ectoplasmique un peu

aberrante. *C* correspond à une bordure vibratile et à un plateau normal.

Voilà donc un ectoplasma qui ressemble à un plateau, qui a d'ailleurs des boutons en haut et en bas, et qui est chromatique à la façon de certaines bordures en brosse. Nous avons également trouvé, chez l'*Ascaris* (pl. XIX, fig. 2 et 3), un ectoplasma assez semblable à un plateau. Nous avons figuré des ectoplasmas sidérophiles, mais compacts (pl. XXIV, fig. 19, *a*); la plupart sont striés et non chromatiques ; Heidenhain en représente maintenant un qui possède l'un et l'autre de ces caractères à la fois. D'autre part l'ectoplasma peut ressembler à une bordure d'alvéoles (pl. XVIII, fig. 6). On voit combien tous ces aspects sont contingents et qu'elle souplesse il faut introduire dans les définitions de la cytologie.

Voici enfin qui est plus important encore : Heidenhain voit, au pied d'une simple bordure en brosse, une double couche de granulations sidérophiles : il ne lui vient pas à l'idée de prétendre qu'il s'agisse là d'organes assimilables à des centrosomes, doués d'une fonction cinétique : pourquoi donc alors, s'il n'y a, dans notre *figure 4, A*, ni centrosomes ni organes moteurs, voudrait-on en voir dans notre *figure 4, C*? Nous, personnellement, nous ne voyons rien de pareil ; mais quand nous discuterons, au chapitre II, la théorie centrosomatique des granulations basilaires des cils, nous nous souviendrons de cette première clarté, jetée, en passant, sur une question passablement embrouillée.

§ VI. — Les dislocations, traumatiques ou physiologiques, de l'appareil pariétal.

Nous avons examiné les divers dispositifs que la cellule met en œuvre pour se protéger vis-à-vis du milieu extérieur liquide, tout en conservant la facilité d'effectuer, avec ce milieu, des échanges osmotiques dans les deux sens. Les communications ne se trouvent rompues que lorsque la cellule a fabriqué une épaisse cuticule ; dans ce cas encore, la sécrétion de la cuticule s'est opérée par osmose, au travers de la pellicule pariétale.

On peut dire que la cellule épithéliale maintiendra, aussi longtemps qu'il sera possible, l'intégrité de son appareil pariétal. Si cet appareil se désorganise, ce sera dans des circonstances qu'on peut grouper sous trois chefs principaux : 1° les cellules vieillies tombe-

ront ; 2° certaines cellules glandulaires rompront leur paroi, pour mettre en liberté des substances insolubles, cette excrétion se faisant en plusieurs fois et la cellule continuant à fonctionner après chaque expulsion partielle ; 3° l'excrétion se fera en une seule fois, la cellule conservant, dans son sein, les produits de son activité, jusqu'à ce qu'elle soit complètement épuisée en cytoplasma.

Les cellules glandulaires, qui excrètent par rupture, seront dites holocrines ou mérocrines, suivant que l'excrétion sera suivie ou non de la mort immédiate de la cellule. A côté de ces deux catégories de cellules glandulaires, se placeront toutes celles qui excrètent, par osmose, des produits liquides : ces cellules sont très nombreuses.

Cela posé, une quantité considérable de cellules épithéliales, quelle que soit d'ailleurs leur véritable fonction, se révèlent à nous comme susceptibles d'éprouver des désorganisations très graves, sous l'action d'agents mécaniques ou chimiques. Ces désorganisations pathologiques sont le fait d'une rupture violente de l'équilibre, normalement réalisé entre le cytoplasma et le milieu ambiant. La cellule se gonfle et expulse une partie de son contenu protoplasmique, le plus souvent sous la forme de sphérules brillantes, dites boules ou vésicules sarcodiques. On peut affirmer que tout le monde a vu les vésicules sarcodiques ; car il est à peu près impossible d'en éviter la production. Pendant longtemps, la grande majorité des cytologistes pensaient que ces vésicules étaient un mode normal de sécrétion. Aujourd'hui, il semble qu'on n'ignore plus guère quelle est leur signification véritable. Comme j'ai contribué à la chute de cette théorie, à laquelle j'ai donné le nom de *théorie vésiculaire de la sécrétion*, je dois résumer ici l'historique de la question. Je le ferai, en évitant le plus possible de revenir longuement sur ce que j'avais écrit en **1899**, dans l'*Année biologique*, au cours d'une revue, exclusivement consacrée à la sécrétion rénale.

A. *La théorie vésiculaire de la sécrétion.*

1° Auteurs favorables à la théorie vésiculaire.

Muron (**1871**) remarqua, dans les canalicules du rein, des cellules gonflées d'un suc clair, à la façon des cellules à mucus ; il les prit pour des cellules en train de sécréter le liquide urinaire. Son observation étant restée très vague, il est un précurseur.

Krause (**1876**), Cornil (**1879**), Cornil et Brault (**1884**) sont aussi

des précurseurs, parce qu'ils ne connaissent pas encore l'aspect vrai de la cellule, aspect que leurs successeurs considèrent comme caractéristique de la cellule au repos. (*Cf. fig. 5, A.*)

Au sujet de l'observation de Wiedersheim (**1883**), il y a lieu de se demander si cet auteur a vu des aspects analogues à ceux que Cornil et Brault rattachent à des phénomènes de sécrétion, ou bien s'il a eu sous les yeux des pseudopodes, plus ou moins réels, comparables à ceux de Thanhoffer (**1874**) (*Cf.*, § I, *A*). Dans l'intestin de *Spelerpes fuscus*, ainsi que dans celui de jeunes Raies, l'auteur trouve « le bord libre des cellules comme lobé et comme pourvu de prolongements analogues à ceux qu'on a décrits chez les Protozoaires et les Cœlentérés. » On se rappellera d'ailleurs qu'en citant, au § I, l'observation de Thanhoffer, nous avons fait ressortir que ses pseudopodes pouvaient bien correspondre à des vésicules sarcodiques.

Moebius (**1885**) indique, dans le rein de l'Epinoche mâle, des aspects qu'il prend pour des stades de la formation du mucus, destiné à la confection du nid. Ces aspects sont trop conformes à des transformations vésiculeuses pour ne pas paraître un peu suspects. (*Cf.* ma *Revue* de **1899**, p. 293, fig. 32.) Tout au moins y aurait-il lieu de les soumettre à une vérification.

Nissen (**1886**), à propos de la sécrétion lactée, décrit, à ce que dit Van Gehuchten, des aspects analogues à ceux qu'a observés ce dernier auteur. Spécifions qu'il doit s'agir ici d'une sécrétion véritablement holocrine [1].

Steiger (**1886**) a observé des cellules vésiculeuses dans les canaux collecteurs du rein des Vertébrés.

Bouillot (**1887**) est encore un précurseur : il n'a jamais observé de cellules intactes. On trouve figurés, dans son travail, tous les aspects dus aux effets pernicieux de l'acide osmique. Cet auteur sera cité tout à l'heure par nous, parmi ceux qui ont involontairement contribué à faire tomber la théorie vésiculaire. Il en sera de même de Nicolas (**1888** et **1891**), dont les idées sont analogues à celles de Van Gehuchten.

Mingazzini (**1889**), dans l'intestin des larves des Lamellicornes phytophages, croit que les cellules à plateau éclatent quand elles sécrètent, et se dissolvent en expulsant le noyau.

[1] Consulter Bizzozero et Ottolenghi (**1899**). Je n'ai pas fait d'observations personnelles sur ce sujet.

Gilson a soutenu la théorie vésiculaire dès **1890**, puis de nouveau en **1898**, à propos de la fonction excrétoire de l'*Owenia*. En **1893**, il a autorisé Van Gehuchten à signaler un grand nombre d'observations encore inédites, faites par lui, sur des animaux inférieurs, et cela parce que lesdites observations confirmaient absolument celles de Van Gehuchten. Il est donc un des partisans déclarés de la théorie. Mais examinons soigneusement comment il s'exprime en **1898**, en parlant des cellules excrétrices de l'*Owenia*. Ces cellules forment des bourgeons glandulaires. « Les produits sécrétés s'y accumulent pendant une longue période avant d'être excrétés. Il est très probable que, pendant cette période d'accumulation même, elles déversent, par suintement, des produits liquides directement dans le cœlome. Mais, peu de temps avant la sortie des produits génitaux, ce processus lent et régulier ne suffit pas. Elles commencent bientôt à présenter les diverses phases du phénomène bien connu que nous avons appelé (en **1890**) le déversement direct. On voit alors se former à leur surface des vésicules, simples boursouflements de la membrane, qui ne tardent pas à s'étrangler et à se pédiculiser. *On trouve certaines de ces vésicules remplies des mêmes enclaves albuminoïdes que le reste de la cellule.* Mais, le plus souvent, leur contenu, très clair, ne renferme que des restes de ces enclaves... Certaines de ces vésicules crèvent et déversent leur contenu dans le cœlome... Ce phénomène n'a rien de spécial à l'*Owenia*. On observe très bien ces vésicules dans le tube digestif de la plupart des Arthropodes et dans bien d'autres organes. Il n'est pas douteux que la chute des vésicules est un phénomène normal, physiologique. On peut donc leur donner le nom de *vésicules caduques*. » J'ai tenu à reproduire entièrement cette citation, parce qu'il y a lieu d'y faire deux parts. J'ai souligné moi-même la phrase qui a trait aux *enclaves albuminoïdes* : si, chez l'*Owenia*, la cellule élabore des produits bien définis, pour les expulser ensuite, l'observation de Gilson, quoi qu'il en pense lui-même, n'a rien à voir avec la théorie vésiculaire. Ce serait là un processus parfaitement normal. (*Cf.* ma pl. XXII, fig. 2 à 7). La description de l'auteur, relative à l'*Owenia*, n'est suspecte que par suite des assimilations qu'il propose d'établir entre les phénomènes physiologiques qui se produisent chez cet animal, et les aspects qui correspondent sûrement, ailleurs, à des traumatismes.

Van Gehuchten (**1890**, **1891**, **1893**) est le véritable père de la

théorie, parce qu'il a revu les vésicules sarcodiques, non seulement après l'emploi des agents fixateurs les plus divers, ou après des dissections faites dans des liquides soi-disant indifférents, mais aussi sur des tissus sectionnés tout fraîchement et examinés dans la lymphe même de l'animal. La *figure 5, D*, caractérise ses observations. Nous y joindrons simplement la remarque qu'il considérait la cellule comme capable de se reconstituer, après avoir disloqué son plateau.

Il y a lieu de faire observer que, dans ses premières expériences, l'auteur avait eu le tort de disséquer les organes dans de l'eau alcoolisée.

S'il a rencontré les vésicules sarcodiques sur toutes ses prépara-

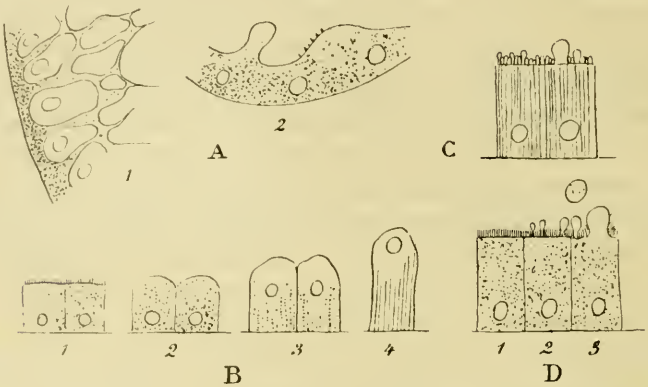


Fig. 5. — *Les diverses théories relatives à la sécrétion par boules sarcodiques.* A, théorie de Cornil ; 1, rein du Cobaye, supposé normal ; 2, rein humain considéré comme néphrétique. B, théorie de Disse ; 1 à 4, stades successifs de l'activité sécrétrice. C, théorie de Marchal. D, théorie de Van Gehuchten ou Nicolas.

tions fixées, c'est parce que les liquides fixateurs produisent tous des vésicules, aux dépens de certains tissus très altérables, lorsqu'ils n'agissent pas directement sur la face libre des cellules. Même dans les meilleures conditions, il est difficile d'y échapper complètement. D'ailleurs, fort souvent, quand on fixe un tissu, il est déjà altéré par le seul effet de la dissection. — Mais, quand un tissu est simplement sectionné aux ciseaux ? Raison de plus : la compression, occasionnée par les ciseaux, est une cause immédiate d'altération. — Comment alors s'assurer qu'un tissu ne présente pas d'altération vésiculaire ? Il n'y a qu'une manière certaine, c'est de l'examiner sur l'animal

intact, par transparence, en évitant avec soin toute compression, dont les tissus puissent souffrir. — C'est d'une façon toute théorique que l'auteur admettait des reconstitutions cellulaires. Il n'en a jamais observé. Mais, comme les cellules ne proliféraient pas non plus, la reconstitution des éléments altérés lui semblait être le seul moyen qui restât à l'épithélium pour réparer ses pertes considérables.

Van der Stricht (**1891**) et Disse (**1892**) sont parmi les auteurs qui ne connaissent pas parfaitement l'aspect normal des cellules. Nicolas ou Van Gehuchten savaient que les vésicules sarcodiques écartent simplement les bâtonnets préexistants de la bordure en brosse ; ils ont simplement eu le tort de considérer comme physiologique un phénomène qui est l'effet d'un traumatisme. Au contraire, Van der Stricht ou Disse considèrent les bâtonnets comme étant des plissements temporaires de la paroi. (*Cf. fig. 5, B.*) Nous n'avons pas besoin d'insister davantage sur ces idées qui ne correspondent pas à des processus réels.

Marchal (**1892**) nous fait connaître un quatrième aspect de la théorie (*Cf. fig. 5. C*). Il confond les bâtonnets de la bordure en brosse avec une couche de vésicules de sécrétion, lesquelles seraient capables de se fusionner en une boule plus volumineuse, quand la cellule glandulaire fonctionnerait très activement. Cette description a trait à une région définie du rein des Crustacés décapodes, le labyrinthe ; dans le saccule, l'auteur observe une fonte cellulaire à laquelle nos critiques ne sont pas applicables.

Gruvel (**1893**), dans l'estomac des Cirrhipèdes, paraît avoir vu des vésicules sarcodiques d'altération. Il en est de même pour Miall (**1893**), lequel, chez la larve de *Dicranota* (un Tipulide) n'a d'ailleurs jamais pu fixer la bordure en brosse et ne l'a reconnue que, çà et là, sur des tissus frais.

Lebedinsky (**1894**), dans les reins embryonnaires de *Calamoichthys*, décrit la partie pelotonnée des canalicules comme sécrétante. Les grosses cellules vacuolisées lui paraissent émettre, dans la lumière du canal, des prolongements pseudopodiaux lobés. (*Cf.* ce que nous avons dit à propos de Wiedersheim.)

Altmann (**1894**), avec ses fixations osmiques, a obtenu des préparations tout à fait défectueuses, en ce qui concerne le rein. Tout d'abord, sur des reins de Poulets de treize jours, il a trouvé la bordure en brosse traversée par les grosses vésicules de sécrétion. Mais,

chez les Mammifères, la lumière des canalicules était, sur ses préparations, si étroite, si réduite à une cavité virtuelle, que les processus sécrétoires devenaient, selon lui, méconnaissables. Pour débrouiller cette structure, il lia l'uretère. De la sorte, en fixant le rein, au bout de une à deux heures, les canalicules se trouvèrent distendus par l'urine. L'auteur vit alors des cellules toutes bossuées, dépourvues de plateaux. Dans les lumières des canalicules, nageaient beaucoup de vésicules sarcodiques. On sait que, selon les idées d'Altmann, les filaments cytoplasmiques, qui occasionnent l'aspect strié de la partie basilaire, dans les cellules, se laisseraient décomposer en granules. La consommation de ces granules serait considérable, et la multiplication rapide, qui serait la conséquence de cette consommation, produirait l'alignement des granules filles. Ces granules, en mûrissant, se transformeraient dans les boules de sécrétion, lesquelles contiendraient encore quelques granules dont l'évolution serait inachèvée. On sait aussi que l'auteur divise les glandes en *glandes à cellules fermées* et *glandes à cellules ouvertes*. Les *cellules fermées* (foie, pancréas) garderaient une face libre intacte, parce que les granules se dissoudraient à l'intérieur même du cytoplasma avant d'être excrétés. Les *cellules ouvertes* laisseraient échapper leur substance sous la forme de magmas assez considérables, et se détruiraient en partie, à chacune de ces excrétions. Le rein serait une glande à cellules ouvertes. Eu égard au retentissement qu'ont eu les théories d'Altmann, j'ai tenu à reproduire ses idées avec quelques détails. Nous relevons trois erreurs fondamentales dans les descriptions de l'auteur : 1° les soi-disant files de granules sont des portions régularisées du réticulum. (*Cf.* Théohari (**1899-1900**), ainsi que ma planche XXV, figure 4; 2° les vésicules d'Altmann sont d'origine traumatique ; 3° il en est de même des gonflements épithéliaux qui, selon lui, réduisent à un espace, pratiquement nul, la section des canalicules rénaux actifs. (*Cf.* les idées de Disse, *fig.* 5, *B.*) En résumé, si nous reprenons la classification d'Altmann, le rein est, réellement, une glande à cellules fermées.

Sadones (**1895**), à propos des larves d'Odonates, et Crénot (**1895**), à propos des Orthoptères, soutiennent l'un et l'autre la théorie vésiculaire. Crénot écrit, page 305 : « En général, la structure de l'intestin moyen et de ses diverticules est toujours la même... L'épithélium est formé de grandes cellules cylindriques à plateau strié, qui pré-

sentent tous les caractères d'une incessante activité ; la surface des cellules émet constamment des boules de sécrétion qui tombent dans la cavité intestinale. »

Needham (**1896**), au sujet des Nymphes de Libellules, dit que les cryptes épithéliales servent au remplacement des cellules qui se détruisent en grand nombre pendant la digestion. Les cellules possèdent d'abord une bordure en brosse ; puis elles grossissent énormément, après quoi, pour excréter les produits de leur activité, elles crèvent et laissent échapper la plus grande partie de leur plasma, ainsi que leur noyau. L'auteur estime que les résidus cellulaires *doivent être expulsés*, mais il n'a pas vu le fait. S'il n'a pas observé de chutes cellulaires, c'est que les processus qu'il décrit correspondent aux altérations traumatiques, figurées par Van Gehuchten. Si, en effet, la sécrétion s'était produite réellement, dans le cas des larves de Libellules, suivant le mode holocrine, Needham aurait vu tomber les cellules mûres. Il est impossible de confondre les processus normaux, avec les aspects qui résultent d'un traumatisme. On n'a qu'à comparer ma *figure 5, D*, avec ma planche XXI, figure 2, ou avec ma planche XXII, figures 2 à 7.

Le mémoire de Verson (**1897**), sur le Ver-à-soie, se laisse bien rattacher à celui de Needham, parce que, comme ce dernier, Verson voit la sécrétion par boules sarcodiques aboutir à la formation de cellules vides. Mais qu'est-ce, selon lui, qu'une cellule vide ? Pour Verson, c'est une *cellule caliciforme vraie*, et cette cellule, privée le plus souvent de son noyau, n'a plus qu'à périr. Il en résulte qu'à ses yeux les cellules caliciformes ne sont pas, comme on le croit généralement, des éléments spécialisés en vue d'une sécrétion particulière, mais qu'elles représentent une simple étape de la sécrétion par vésicules sarcodiques (V. sa p. 940). Il faut s'être rendu compte combien les dessins de Verson sont peu cytologiques, pour admettre que l'auteur ait pu confondre une cellule, à demi détruite par un traumatisme, avec une cellule caliciforme.

Avec Pantel (**1898**), nous n'assistons plus à des bouleversements aussi profonds. Dans l'intestin moyen de la larve de *Thrixion*, larve parasite appartenant au groupe des Tachinaires, l'auteur n'observe plus que de minuscules gouttelettes sarcodiques engagées entre les poils de la bordure en brosse : « L'existence des sphérules coagulées libres, dit-il, fournit la preuve matérielle... » que l'intestin moyen

sécrète..... « Nous devons seulement insister sur cette remarque que de semblables images sont rares dans les centaines de préparations que nous avons parcourues. Cela pourrait tenir à ce que le produit secrété par la larve parasite est plus diffusible que dans le cas du *Ptychoptera* ; mais nous y voyons plutôt un indice de l'affaiblissement de la fonction de sécrétion » (p. 135). Nous y voyons, nous, la preuve que les fixations de Pantel sont meilleures que celles de ses devanciers.

Simon (**1898**) et Trambusti (**1898**), à propos du rein des Vertébrés, ne connaissent pas la bordure en brosse et confondent, comme l'avait fait Marchal (**1892**), les bâtonnets de celle-ci avec des gouttelettes de sécrétion. Voinov (**1898**), chez les larves d'Odonates, voit des vésicules sarcodiques, tant sur les coupes que sur les tissus disséqués ; (*Cf.* nos remarques relatives aux observations de Van Gehuchten).

Zimmermann (**1898**), dans son important mémoire sur les cellules épithéliales, renouvelle, quelque peu, l'intérêt de la théorie vésiculaire en combinant celle-ci avec celle du centrosome. Il rencontre, dans la glande lacrymale de l'Homme, les fameux diplosomes intracytoplasmiques, au pied même de grosses vésicules sarcodiques. Il en conclut que l'activité du centrosome s'emploie ici à déterminer l'expulsion des produits sécrétés, « en conséquence des contractions que le centrosome détermine dans le cytoplasma » (*Cf.* sa p. 696 et sa fig. 8). Comme nous n'admettons ni le *kinocentre* des cellules épithéliales quiescentes, ni la sécrétion par boules sarcodiques, on voit que nous ne retenons rien des appréciations de Zimmermann, ci-dessus résumées.

Prenant (**1899** *b*), dans son grand mémoire sur le *Protoplasma supérieur*, voulant prouver que des cellules peuvent être, à la fois, vibratiles et glandulaires, nous cite les cellules intestinales de la Douve du foie. En effet, dit-il, « de leur surface s'échappent des produits de sécrétion qui tombent dans la lumière du tube digestif. » (fasc. 4, p. 431). Ainsi que nous l'avons dit déjà, à propos des travaux de Gilson et de Marchal, il y aurait lieu de faire, ici, la part des processus qui pourraient se rapporter à une sécrétion holocrine. N'ayant fait aucune observation sur la Douve du foie, nous devons réserver notre appréciation. Au reste, tout comme Gilson, Prenant est un partisan explicite de la théorie vésiculaire. Par exemple, il parle, en **1899** *c* et **1900**, à propos des éléments visuels des Hiru-

dinées, des vésicules, bien connues de ceux qui ont observé les cellules sécrétantes. Ces vésicules si connues, ce sont les boules sarcodiques.

Je ne sais si Calvet (**1900**), chez les Bryozoaires Ectoproctes marins, a observé des vésicules sarcodiques, ou quelque mode plus réel d'expulsion des produits, destinés à la digestion. Le rectum contient, d'après lui, des cellules saillantes, pourvues d'un contenu granuleux, pigmenté en brun rougeâtre sur le vivant : « Les éléments font plus ou moins hernie dans la cavité du rectum, et c'est ainsi qu'on les observe quand ce dernier est à l'état de vacuité ; mais, lors de la présence des boulettes fécales, les cellules épithéliales sont beaucoup moins proéminentes et leur protoplasma se montre beaucoup plus dense et beaucoup plus faiblement vésiculeux ; elles ont alors déversé la plus grande partie de leurs globules de sécrétion. » (V. ses p. 42, 43, 65, 67, et sa pl. II, fig. 9 et 13). Les dessins que donne l'auteur ne sont pas cytologiques.

Devons-nous placer Anglas (**1901**) parmi les partisans de la théorie vésiculaire[1] ?

Les « éliminations protoplasmiques », qu'il décrit dans l'intestin des larves d'Hyménoptères et qu'il compare à des phénomènes de sécrétion, ressemblent beaucoup aux altérations, dues à l'action des réactifs : on retrouve ici jusqu'à cette idée, chère à Van Gehuchten, que des cellules, après avoir expulsé la moitié de leur substance propre, sont capables de régénérer la portion ainsi détruite. Nous ne pensons pas que l'auteur ait observé, sur ses préparations, les stades mêmes de cette régénération.

2° *Observations défavorables à la théorie vésiculaire.*

Plusieurs auteurs nous fournissent les éléments d'une critique par

[1] Voici le texte que nous visons : « Dès le début de la vie larvaire des Guêpes, on assiste à une rénovation partielle des cellules épithéliales de l'intestin moyen ; cela se fait par un processus d'élimination du protoplasma, qui rappelle un phénomène de sécrétion et cause une sorte de bipartition de la cellule ; mais les deux parts sont inégales, puisque l'une contient le noyau et subsiste comme cellule larvaire, l'autre dégénérant rapidement ; voici comment : Les cellules de l'épithélium, d'abord presque cubiques, s'allongent et se différencient chacune en trois zones : 1° une partie basilaire... possédant le noyau ; 2° la partie supérieure qui sécrète la chitine [c'est-à-dire la membrane péritrophique que l'auteur, on se le rappelle, prend pour un plateau décollé], et prend plus fortement le carmin, signe de dégénérescence protoplasmique [?]; 3° une zone moyenne qui se creuse de vacuoles, prend un aspect réticulé et ne contient bientôt plus que très peu de protoplasma. Cette portion s'étrangle, se pédiculise, et la partie supérieure de la cellule, sorte de *globule protoplasmique*, est rejetée à l'intérieur du tube digestif. » (p. 415.)

anticipation : leurs observations, faites à un moment où il n'était pas question de la théorie vésiculaire, sont en contradiction avec cette théorie. D'autres ont porté des coups très graves à la doctrine, tout en s'en déclarant partisans ; d'autres enfin l'ont explicitement attaquée.

Dujardin (**1841**), suivant, au microscope, les progrès de l'agonie des Infusoires, s'aperçoit que ces animalcules « laissent exsuder leur sarcode ». Un peu plus tard, on voit « les expansions sarcodiques se creuser de vacuoles » (*Cf.* sur sa pl. IX, les dessins relatifs à *Leucophrys nodulata*). Or, nous verrons que, toutes les fois que l'agonie des cellules épithéliales a été observée au microscope, elles ont expulsé des boules sarcodiques, toutes pareilles à celles que les auteurs ont voulu considérer comme un processus sécrétoire normal et général. L'observation de Dujardin contient en germe toutes les critiques que mérite la théorie des vésicules sarcodiques, puisqu'elle nous indique qu'il s'agit ici de phénomènes de nécrose [1].

F.-E. Schulze (**1867**) observe, sur le vivant, la sécrétion muqueuse des Poissons et Amphibiens. Il voit la thèque des cellules caliciformes s'ouvrir lentement par déhiscence, sans crever violemment. Par l'orifice sort, doucement, une boule de substance légèrement granuleuse. Cette boule ne ressemble d'ailleurs pas tout à fait aux vésicules sarcodiques qui sont hyalines. En outre, il s'agit ici de la sécrétion muqueuse. Nous citons cette observation, pour prévenir de suite toute confusion analogue à celle qu'a commise Verson, quand il a pris ses cellules disloquées pour des cellules caliciformes.

On peut encore se reporter, dans le même but, aux observations de Merk (**1886**), relatives aux phénomènes de l'excrétion du mucus, examinés directement sur les embryons de Truite. On se rendra compte bien facilement qu'il n'y a aucun rapport entre les figures 7 ou 17 de ma planche XXIV, par exemple, et les dessins que donnent les partisans de la théorie vésiculaire.

[1] Selon Fabre-Domergue (**1887**), ce que Dujardin voyait exsuder au travers de la pellicule n'était pas la totalité du protoplasma, mais seulement le *paraplasma* de Kupffer, lequel diffère du *hyaloplasma*, par l'absence de contractilité. Quoi qu'il en soit de la légitimité de ces distinctions, il est certain que les vésicules sarcodiques, examinées sur le vivant, sont brillantes et hyalines. Sur les tissus fixés, elles deviennent granuleuses. Au début des processus de l'altération vésiculaire, il est vrai que les diverses substances, qui constituent le cytoplasma, ne diffusent pas également au dehors. Mais, lorsqu'on est arrivé à trouver, sur ses coupes, des calices vides (*Cf.* Verson), c'est que le cytoplasma a été complètement désorganisé. Suivant les cas, tous les états intermédiaires doivent se rencontrer.

C'est d'une façon analogue que List (**1886**) met en garde les cytologistes, qui étudient les cellules muqueuses, contre les formations artificielles, ressemblant à des calices, qui peuvent prendre naissance sur les cellules épithéliales, sous certaines influences.

Fortunatow (**1877**), en critiquant les observations de Thanhoffer (**1874**), a, du même coup, critiqué la théorie vésiculaire, à peine constituée. On se souvient que Thanhoffer décrivait, à la surface des cellules épithéliales, un bourrelet en couronne qui laissait libre en son centre une paroi nue, au travers de laquelle devaient sortir les pseudopodes absorbants. Or, Fortunatow a observé ce qui suit : « Sur les cellules bien intactes, le bourrelet brillant n'est pas visible. Il n'apparaît qu'au bout d'un certain temps. Sous l'action de l'eau, il commence à se courber en arc et prend peu à peu la forme d'une coupole brillante, recouvrant la cellule (ce sont les gouttelettes claires de Kölliker) ; plus tard, la coupole se détache de la cellule, sous la forme d'une sphère pâle et brillante. Vue par-dessus, la coupole apparaît comme un gonflement de la cellule entière et non comme un bourrelet qui serait limité à la périphérie de la paroi..... Les boules, qui se détachent des cellules, ont généralement un contenu granuleux ; parfois, elles sont tout à fait transparentes et ressemblent alors aux gouttes de graisse, sauf que leurs bords sont moins accusés... » (p. 286). Fortunatow, en rectifiant ainsi une observation, dans laquelle il n'était pas question de la théorie vésiculaire, se trouve avoir parfaitement décrit la production des célèbres boules sarcodiques. Il s'est clairement rendu compte qu'il s'agissait là d'un *processus nécrotique* ; seulement, il a cru que l'exsudat était de nature muqueuse. C'est là une critique avant la lettre, qui méritait d'être signalée.

Hortolès (**1881**) a été le premier à critiquer explicitement la théorie vésiculaire. Il avertit Cornil (**1879**) que l'acide osmique est la source de tous les aspects que ce dernier auteur croit normaux. Hortolès avait, sur le rein des Vertébrés, suivi, sous le microscope, l'action même de l'acide osmique. Il estime d'ailleurs que l'altération vésiculaire *se produit sur tout épithélium qui meurt lentement*.

Frey nous est indiqué par Frenzel (**1882**) comme ayant, dans la 5me édition de son traité d'histologie, p. 165, nié que les vésicules sarcodiques correspondissent à des phases physiologiques de la vie

cellulaire. Le même Frenzel s'est montré l'adversaire constant de la théorie. En **1882**, à propos de l'intestin larvaire de *Tenebrio molitor*, il écrit ceci : « Parfois, on voit une cellule émettre une grosse goutte claire, et, du même coup, la bordure en brosse se trouve disloquée. Cette production est artificielle et correspond à des aspects analogues à ceux qui ont été observés ailleurs. » (V. sa p. 286).

En **1891**, Frenzel critique spécialement le grand travail de Van Gehuchten sur la *Ptychoptera*. Les critiques de Frenzel portent sur quatre points principaux. Malheureusement, elles ne sont guère plus justifiées que les observations auxquelles elles s'appliquaient. — En premier lieu, Frenzel fait observer que, si les boules sarcodiques étaient vraiment des produits de sécrétion, comme ces produits devraient être liquides, on ne les trouverait pas fixés dans le canal de la glande. Nous demanderons, à notre tour, pourquoi ces produits seraient tenus d'être liquides et non coagulables. (*Cf.* nos pl. XXI et XXII.) En second lieu, Frenzel reproche à Van Gehuchten d'avoir considéré ses cellules comme mérocrines, alors que lui, Frenzel, a toujours pensé que, chez les Arthropodes, les cellules mouraient après avoir sécrété. Nous ferons observer que les idées de Frenzel sont, sur ce point, quelque peu étroites. Lui-même est d'ailleurs bien loin d'avoir prouvé que, chez les Arthropodes, les cellules intestinales fonctionnent partout comme cellules holocrines. Nous reviendrons plus loin sur cette question. En troisième lieu, Frenzel assure qu'il ne voit pas, sur ses préparations, les aspects que décrit Van Gehuchten. Quant à moi, je pense, avec Van Gehuchten, qu'on rencontre très souvent les vésicules sarcodiques, si bien qu'en opérant avec certains tissus, il est à peu près impossible de les éviter. — Enfin, Frenzel paraît ne pas se rendre compte que les observations de Van Gehuchten ont porté sur des tissus vivants, tout aussi bien que sur les tissus fixés.

Bouillot (**1887**), après nous avoir décrit toutes sortes de cellules altérées, et les avoir considérées comme des cellules normales en train de sécréter, ajoute, page 28, que, sur un tissu vivant, les boules sarcodiques, *d'abord très rares*, augmentent bientôt en nombre, jusqu'à couvrir la préparation ; « à ce moment, dit-il, toute vie a cessé dans les cellules ». Par conséquent, dans cette seconde phase de son observation, Bouillot a eu sous les yeux des processus nécro-

tiques. Or, dans cette seconde phase, qui ne voit que les choses se passent exactement comme au début, mais en s'exagérant? Les vésicules qui, sur le tissu agonisant, finissent par couvrir toute la préparation, sont identiquement les mêmes qui, tout d'abord, étaient très rares. Et l'auteur en trouvait, en commençant à observer, parce que, en voulant isoler les canalicules rénaux, il leur avait fait subir des compressions préjudiciables. On ne se douterait vraiment pas que l'auteur cherchait à fortifier la théorie des vésicules sarcodiques.

Balbiani (**1890**) signale des altérations vésiculaires, dues à l'action des réactifs.

Nicolas (**1891**), tout comme Bouillot, nous fournit des armes très sûres contre sa propre théorie. Comparant, avec grande raison, les résultats qu'il obtient, avec ceux que Cornil (*fig.* 5, A^2), considérait comme caractéristique du rein atteint de néphrite aiguë, Nicolas juge que ces aspects se retrouvent, avec une signification analogue, dans les reins embryonnaires. Il écrit alors ceci : « L'embryon possède, normalement, un rein semblable à celui de l'adulte atteint de néphrite aiguë. » Après quoi, se rendant fort bien compte que des cellules rénales, sécrétant par boules sarcodiques, doivent laisser perdre une portion considérable de leur propre substance, il estime que les reins embryonnaires sont physiologiquement albuminuriques. Sans doute, il y aurait déjà lieu de se demander comment l'embryon s'accommoderait de posséder, en pleine santé, un rein, atteint d'une aussi violente inflammation. Mais, en outre, si nous remarquons que les autres partisans de la théorie rencontrent, chez les adultes, tout ce que Nicolas voit chez l'embryon, la remarque, que fait cet auteur, se retourne immédiatement contre la théorie tout entière : Si les boules sarcodiques étaient normales, tous les êtres seraient physiologiquement albuminuriques.

Grandis (**1891**), sans chercher des armes contre la théorie vésiculaire, à laquelle il ne fait pas allusion, montre que l'indigo bleu traverse les cellules malpighiennes des Insectes à l'état d'indigo blanc invisible, puis révèle sa présence dans l'intérieur du tube, sous forme d'amas bleus. Il ne s'est produit aucune vésicule sarcodique, et cependant la cellule a sécrété. Quoiqu'il s'agisse surtout ici d'une filtration, puisque l'indigo arrivait tout fabriqué et que la cellule n'a pas eu à l'élaborer, la cellule a dû évacuer ce produit, tout comme si elle l'avait confectionné elle-même. En effet, quand le cytoplasma,

par une destruction spécifique, a donné naissance à un produit de sécrétion, ce produit, à partir du moment où il est fabriqué, devient aussi étranger à la cellule que peut l'être l'indigo. Il s'échappe, à travers le plateau, suivant les lois de l'osmose. Nous trouvons donc, dans l'expérience de Grandis, une image assez exacte de la façon dont une cellule excrète les produits liquides dus à son fonctionnement. (J'ai, sur la larve de Chironome, répété cette expérience avec du rouge neutre et j'ai obtenu les mêmes résultats.)

Nous rencontrons encore, en **1891**, le travail de Seiller, qui critique Van Gehuchten, d'une façon moins heureuse encore que ne l'avait fait Fuenzel.

Sauer (**1895**), à propos du rein, affirme avoir obtenu, avec l'alcool acétique, des cellules parfaitement fixées : brosse constante, cellules non tuméfiées, aucune vésicule sarcodique. Je ne songe pas à nier les résultats de Sauer, quoiqu'ils paraissent difficiles à obtenir ; mais je ferai remarquer que les observations de Van Gehuchten, faites sur le vivant, échappaient absolument à sa critique.

C'est sur le mémoire de Sauer que s'appuyèrent tous les auteurs qui, depuis **1895**, se refusèrent à admettre la théorie vésiculaire. Ainsi fit Hermann (**1895**), dans un supplément ajouté à sa revue. On sent que ce dernier auteur est heureux de pouvoir reléguer, au rang des productions artificielles, les vésicules et dislocations de toutes sortes, décrites dans le rein par Nicolas, Van der Stricht ou Disse.

Meves (**1899**) fait une simple allusion à la théorie, pour dire qu'il ne l'admet pas. Etudiant l'influence de la division cellulaire sur la sécrétion, dans le rein larvaire de la Salamandre, cet auteur décrit avec soin des enclaves sphériques visibles dans la cellule, enclaves dans lesquelles, selon lui, la sécrétion s'accumule. Mais la cellule ne se déchire pas pour expulser ces produits figurés. Il n'y a donc plus qu'à admettre que ces enclaves sont liquides, ou que, si elles ne le sont pas, elles se redissolvent en fournissant une sécrétion liquide capable de filtrer à travers le plateau.

Théohari (**1899**) se place tout à fait sur le terrain de Sauer. Ses fixations du rein, faites au liquide de Flemming, sur des fragments extrêmement minces, ne lui montrent aucune vésicule sarcodique.

Heidenhain (**1899**) s'occupe des protubérances qu'il rencontre à la surface de l'épithélium de l'utérus, protubérances dans lesquelles se trouvent assez fréquemment les granulations que l'auteur considère

comme étant des centrosomes. Ces protubérances sont plus denses que les véritables boules sarcodiques ; néanmoins, HEIDENHAIN estime que c'est le sublimé qui leur donne naissance, quand il n'agit pas sur les épithéliums d'une façon suffisamment foudroyante.

Quant aux vésicules elles-mêmes, HEIDENHAIN les a rencontrées souvent et voici dans quels termes il en parle : « Ce sont des processus qui, çà et là, ont été, par quelques auteurs, rapportés à une sécrétion normale. Pour ma part, je n'ai jamais pu m'enthousiasmer pour cette théorie, quoiqu'il puisse se faire que, dans certains cas, l'interprétation dont il s'agit soit justifiée » (p. 60). On estimera que ce jugement est éclectique.

NAZARI (**1899**) a étudié les phénomènes de rénovation épithéliale chez le Ver-à-Soie. Il croit (p. 81) que ces phénomènes sont identiques à ceux que VAN GEHUCHTEN a décrits comme des processus sécrétoires et pense que ce dernier auteur a dû être victime de quelque confusion. Naturellement il serait trop facile aux partisans de la théorie vésiculaire de répondre qu'ils ont observé leurs boules sarcodiques dans une foule de cas, où il ne pouvait être question d'hésiter entre une mue et une sécrétion. Il y aurait lieu d'ailleurs d'examiner, d'une façon plus rigoureuse, si la chute des cellules au moment de la mue s'accomplit exactement à la façon des altérations sarcodiques. S'il en est ainsi, il s'agira donc, dans la mue épithéliale, d'un phénomène nécrotique, analogue à ceux que nous voyons se produire à la suite des traumatismes, ou lorsqu'un épithélium isolé meurt lentement. Notons que l'observation de NAZARI ne se confond pas avec celle d'ANGLAS : le premier de ces auteurs voit mourir un épithélium vieilli ; le second nous parle d'une rénovation partielle de la substance cytoplasmique, qui se ferait chez des cellules encore très jeunes.

3° Observations personnelles.

Si maintenant nous jetons un rapide coup d'œil en arrière, nous nous apercevons que les critiques les plus sérieuses sont celles des cytologistes qui ont assisté, sur les tissus frais, à la production des boules sarcodiques, et cela dans des conditions où il n'était pas douteux qu'il ne s'agît d'un phénomène nécrotique. En réalité, la théorie était renversée depuis longtemps, alors que chacun pouvait la croire bien vivace.

Mais l'observation d'Hortolès tient en quatre lignes, à la fin d'un mémoire consacré à l'étude spéciale du glomérule ; celle de Dujardin devait paraître un peu étrangère au sujet ; la phrase accusatrice de Bouillot et les comparaisons, plus compromettantes encore, de Nicolas, avaient passé inaperçues ; une foule de critiques n'avaient pas porté et personne n'avait répondu directement à Van Gehuchten. Il y avait donc lieu de chercher à résoudre définitivement la question, ainsi que je me suis efforcé d'y parvenir.

On estimera sans doute que les observations que j'ai faites sur la larve du Chironome sont caractéristiques ; en voici le résumé :

Prenons une larve jeune, afin que ses téguments soient bien transparents, et examinons-la à l'immersion, sans la disséquer : il n'y a de vésicules sarcodiques ni dans le proventricule, ni dans le ventricule chylifique, ni dans les tubes de Malpighi. Qu'il s'agisse d'un individu à jeun, ou d'un animal observé au moment de la digestion, le résultat est le même. Disséquons cette larve et recouvrons l'intestin avec une lamelle bien mince. Le poids de cette lamelle, très insuffisant pour écraser les tissus, va, néanmoins, provoquer instantanément l'apparition de vésicules sarcodiques. Les processus de l'altération vésiculaire se produisent exclusivement sur les portions mécaniquement lésées, c'est-à-dire sur les tissus comprimés. Les tissus non comprimés restent tout d'abord intacts.

Au bout de quelques instants, ces portions intactes vont s'altérer à leur tour, non qu'elles soient maintenant comprimées, mais parce que les cellules sont près de mourir.

Sur un nouvel individu, parfaitement intact, pratiquons une section aux ciseaux, au travers de l'intestin : immédiatement nous observons des boules sarcodiques, sur la tranche et au voisinage de celle-ci ; les deux branches des ciseaux, en se rapprochant, ont comprimé les tissus. La dilacération produit instantanément les mêmes effets.

Les cellules mères de la membrane péritrophique s'altèrent presque instantanément, dès qu'on a disséqué l'intestin ; il faut remarquer que ces cellules, beaucoup plus hautes que celles des saccules, se trouvent comprimées entre la lame de verre et les parois rigides de la valvule cardiaque. On observe alors, quelquefois, sur les coupes, le phénomène très caractéristique reproduit planche XV, figure 6. Une cellule, faite pour émettre une chitine fluide par osmose

tranquille, émet, en outre, une grosse boule sarcodique, pareille à celles que Van Gehuchten aperçoit en foule tout le long de l'intestin.

Les tubes de Malpighi produisent des boules sarcodiques, dès que les cellules commencent à s'altérer, après la dissection. Les cellules cylindriques élevées, placées au voisinage de la sortie, se trouvent comprimées entre l'intestin et les téguments de la larve, lorsqu'on extrait le tube digestif avec la pince, après avoir simplement sectionné la tête et la queue. C'est pourquoi on trouve généralement des boules sarcodiques dans cette région, aussitôt que l'observation précise en est possible. Il est très curieux d'assister à la naissance de ces vésicules. Beaucoup restent sessiles ; parfois il s'en fait d'abord une petite ; puis, par-dessous, on en voit apparaître une plus grosse, sur laquelle la première formée reste fixée comme un bourgeon. Quand on observe le proventricule, les boules brillantes finissent par s'y accumuler, ne pouvant s'échapper par l'issue trop rétrécie que leur offrirait le laminoir.

En résumé, si la théorie vésiculaire était justifiée, chez la larve de Chironome vivante et intacte, aucun épithélium ne *sécréterait* : mais presque tous se mettraient à *sécréter* activement aussitôt que les tissus pourraient, pour une raison quelconque, être considérés comme altérés. Chose curieuse : tous sécréteraient exactement de la même façon, depuis les cellules productrices d'une chitine liquide, jusqu'à celles des tubes urinaires !

J'ai encore observé vivantes quelques larves de *Corethra*, quelques individus de cette petite Oligochète que j'ai rapportée, avec quelque indécision, au genre *Nais*, et chez qui j'ai décrit, dans une section spéciale de son tube digestif, des cils constamment immobiles (V. p. 493). Aucune boule sarcodique ne se montrait dans le tube digestif de ces divers animaux, ni dans les tubes de Malpighi des larves de *Corethra*. J'ai aussi examiné des fragments d'épithéliums intestinaux d'Aplysie. L'intestin, toujours intact au moment où je l'ouvrais, ne tardait pas à émettre, au travers de sa bordure vibratile, les mêmes vésicules qui traversent, ailleurs, soit une bordure en brosse, soit une paroi nue. Bientôt les cils cessaient de battre, parce qu'ils étaient englués par les vésicules sarcodiques.

Le rein du Syngnathe jeune, chez lequel les cellules sont assez transparentes pour qu'une observation précise soit possible, m'a donné des résultats identiques aux précédents ; il en a été de même

du rein de *Carcinus mœnas*. Partout où une dissection devait précéder l'examen, j'apercevais, dès le début, quelques boules sarcodiques (*Cf.* Bouillot); leur nombre croissait ensuite très rapidement.

Nous avons vu, en étudiant les glandes œsophagiennes de l'Arénicole, quel trouble apporte, dans la constitution normale du cytoplasma, l'action du réactif, lorsqu'elle s'exerce trop lentement, (pl. XIX, fig. 9). Ici, il n'apparaît pas de boules sarcodiques; mais si l'on voit alors la membrane se soulever en bloc, tandis qu'un suc granuleux s'amasse par-dessous, c'est parce que cette membrane est trop résistante pour se rompre, comme le ferait un plateau strié. En réalité, il s'agit ici des mêmes processus d'altération qui, dans d'autres tissus, se traduisent par la formation de vésicules libres. Si nous gardions quelque doute sur la légitimité de cette assimilation, nous n'aurions qu'à examiner un instant la figure 4 de la même planche XIX. Cette figure schématise les résultats qu'a obtenus Van Gehuchten avec l'*Ascaris*. Ici, le plateau se trouve assez solide pour ne céder qu'à une forte tension intérieure. Avant de se disloquer, il se laisse soulever, tout comme le fait la membrane des glandes œsophagiennes chez l'Arénicole. Personnellement, chez l'*Ascaris*, je n'ai rencontré ni dislocations du plateau, ni soulèvements.

On jugera, qu'en partant des expériences de Dujardin sur les Infusoires, pour aboutir à nos propres recherches, après avoir enregistré au passage celles de Fortunatow, Hortolès, Sauer, etc..., nous avons présenté une réfutation suffisante de la théorie vésiculaire. Sans doute il restera difficile de démontrer directement la fausseté de cette théorie, toutes les fois qu'il s'agira de tissus, trop opaques pour être examinés à l'état frais, ou trop difficiles à disséquer pour être obtenus sans lésions. Mais, si, sur des tissus de ce genre, les fixations continuent à nous montrer des vésicules sarcodiques, notre critique ne sera pas désarmée : personne, en effet, ne voudra considérer, quelque part, comme normal, un processus qui, ailleurs, est évidemment nécrotique. Quant aux dislocations physiologiques dont il nous reste à parler, elles se reconnaîtront toujours à des signes certains. Qu'il s'agisse de la chute d'éléments vieillis, de la rupture de cellules mérocrines ou de l'expulsion de cellules holocrines, nous ne devrons pas être embarrassés, pour distinguer ces divers processus d'avec les phénomènes d'altération sarcodique, pourvu que nos préparations proviennent d'un matériel fixé correctement.

B. Les dislocations physiologiques.

Après avoir allégé l'étude des cellules glandulaires, de tous les phénomènes dont la nature traumatique est désormais hors de doute, il resterait à déterminer quelles sont les cellules qui excrètent réellement par osmose, quelles sont les cellules mérocrines et les cellules holocrines, comment les produits de sécrétion se forment dans la cellule, sous quel aspect ils s'y présentent, comment ils sont expulsés. Cette étude serait d'ordre *morphologique*.

Un grand nombre d'auteurs ont travaillé à composer ce chapitre de cytologie générale, destiné à remplacer le chapitre qu'avaient écrit les partisans de la théorie vésiculaire. Nous ne nous sommes pas spécialement attaché à enrichir ce chapitre de faits nouveaux, nous contentant de noter au passage ceux qui se présentaient d'eux-mêmes à notre étude. Nous avons considéré que la question morphologique ne constituait que le côté le moins intéressant du problème, relatif à la sécrétion, et cela parce que les processus, qu'il y aurait lieu d'enregistrer, sont des phénomènes tout à fait contingents.

Le véritable problème, que soulève l'étude de la sécrétion, est d'ordre chimique et d'ordre biologique : d'ordre chimique, si l'on se demande quelle est la molécule vivante, capable, en se détruisant sous l'action des stimuli, de donner naissance à un produit défini ; de l'ordre de la biologie générale, si l'on s'interroge sur les motifs de la présence, dans une cellule déterminée, de la molécule cytoplasmique spécifique.

Or le problème chimique sort du cadre de ce mémoire. Quant au problème biologique, s'il est dans l'esprit de nos recherches d'en signaler l'existence, nous ne connaissons, aujourd'hui, aucune voie qui permette de l'aborder pratiquement, en employant les procédés de la méthode analytique. Nous voyons simplement à l'œuvre une force biologique, irréductible, pour l'instant, à des forces plus simples.

Ainsi donc, dans nos planches, nous avons reproduit quelques préparations, relatives à des phénomènes d'excrétion par rupture. Ces exemples nous permettent de préciser notre critique de la théorie vésiculaire, en signalant des cas concrets de dislocations vraiment physiologiques. En face des exemples d'excrétion par rupture, nous

avons représenté quelques chutes cellulaires, dont la signification est tout autre, parce qu'il s'agit simplement de l'expulsion de cellules vieillies.

Dans ce paragraphe, nous insisterons principalement sur les idées suivantes :

1° Il ne suffit pas de rencontrer, dans un épithélium, des éliminations cellulaires, pour avoir le droit de conclure à une sécrétion holocrine.

2° La ligne de démarcation entre la sécrétion mérocrine et la sécrétion holocrine, et même entre la sécrétion par osmose et la sécrétion par rupture est quelque chose de tout à fait vague : il n'y a, d'ailleurs, pas lieu de chercher à la préciser davantage.

Et d'abord, toutes les éliminations cellulaires ne représentent pas des faits de sécrétion holocrine. On peut tomber, ici, dans l'erreur, de deux façons, suivant que les chutes cellulaires correspondront à des altérations pathologiques, ou qu'elles surviendront chez des éléments vieillis.

Frenzel, ainsi que nous l'avons dit, en parlant des critiques qu'il adressait à Van Gehuchten, concluait de ses longues études sur les Arthropodes, les Mollusques, les Echinodermes, que la sécrétion entraînait, à peu près constamment, la mort immédiate de la cellule. Il faut faire observer que, en dehors des cas où, très nettement, des éléments particuliers s'élèvent entre les cellules cylindriques et viennent crever à la surface de l'épithélium, Frenzel a, par lui-même, constaté fort peu d'éliminations cellulaires. Concluant par voie d'induction, il a parfois conclu trop vite.

Il nous semble que, chez l'*Artemia salina* (**1892**), il a attribué à une sécrétion holocrine des processus pathologiques. Deux fois seulement, il vit tomber des cellules tuméfiées, transformées, en leur centre, en une grosse vésicule claire. Il jugea que ces cellules vésiculeuses étaient des cellules mûres, et que, s'il y en avait si peu, c'était parce qu'elles fabriquaient des ferments très énergiques. En nous rapportant, à la fois, à son texte et à son dessin, nous croyons, pour notre part, que les deux cellules tuméfiées avaient subi une dégénérescence analogue à celle qui, dans d'autres tissus, aboutit à la formation des vésicules sarcodiques. Chez la même *Artemia*, il vit encore tomber, dans l'intestin, des cellules d'aspect normal : lui-

même hésita, cette fois, à voir, dans le fait de ces chutes, quelque phénomène de sécrétion holocrine.

Nous pouvons certifier que cette hésitation de Frenzel était légitime : en effet, chez la larve de *Corethra*, nous avons constaté que les chutes des cellules d'aspect normal correspondent à un phénomène de nécrose. Observons au compresseur une de ces larves, dont l'intestin est parfaitement intact. Au bout de quelques instants l'animal se contracte violemment et souffre, peut-être est-il menacé d'asphyxie. On voit alors un certain nombre de cellules qui, sans subir aucune altération perceptible, s'énucléent violemment et tombent dans l'intestin. Il ne se produit pas de boules sarcodiques ; mais, certainement, le phénomène est du même ordre.

Passons maintenant à la chute des cellules vieilles.

Les figures 2 et 3 de la planche XVII, relatives au Ver-à-soie, nous montrent deux cellules en voie d'être expulsées. A l'exception du noyau qui paraît destiné à fournir encore des substances utiles, les cellules sont complètement épuisées. On y chercherait en vain ces produits de sécrétion que nous avons vu, dans la figure 1, résulter de la dissociation des filaments ergastoplasmiques épaissis. Qu'en conclure, sinon qu'antérieurement ces produits avaient, peu à peu, filtré à travers le plateau ? Il ne s'agit certainement pas ici d'une sécrétion holocrine.

Dans les glandes œsophagiennes de l'Arénicole, le cytoplasma expulse bien quelques noyaux ; mais aucun produit de sécrétion n'accompagne ces noyaux dans leur chute, si bien que nous ne pouvons nullement parler ici d'un phénomène de sécrétion holocrine. Il est à croire que les gouttelettes sidérophiles, visibles dans le cytoplasma, représentent les produits élaborés, destinés à s'échapper par osmose au travers de la membrane. La chute des noyaux est ici le seul signe indicateur d'une disparition des cellules vieillies. Ce processus correspond évidemment à celui qui revêt des allures tout autres chez le Ver-à-soie. Quelle est la cause de ces différences ? C'est le fait que, chez l'Arénicole, nous avons affaire à un tissu syncytial. La portion de cytoplasma, qui était affectée au noyau expulsé, s'est elle-même détruite progressivement, au fur et à mesure de la fabrication des granules. Comme les cellules ne sont pas individualisées, elles ne peuvent pas tomber en bloc ; mais nous voyons

tomber les noyaux, et nous assistons à la production de noyaux jeunes qui remplacent les noyaux caducs.

Nous allons maintenant constater quels sont les processus caractéristiques de la sécrétion holocrine et, du même coup, nous rendre compte combien les divisions qu'on établirait entre les cellules sécrétantes, au point de vue des modes d'expulsion des produits élaborés, resteraient artificielles.

Sur la seule planche XXII, nous trouvons groupés des exemples de chacun des trois modes d'excrétion possibles : par fonte cellulaire, par sécrétion mérocrine, par osmose. Chose bien curieuse, ces trois exemples sont empruntés à trois types très voisins, et pour ces trois types, au même organe. Les cellules du foie d'*Anurella* sont nettement holocrines. Chez *Ciona*, ces mêmes cellules paraissent mérocrines, à en juger par mes préparations, qui m'ont toujours montré les aspects représentés figure 15. Qui sait même, si les globules si bien définis, visibles dans les cellules, ne sont pas, en partie, destinés à se redissoudre? En effet, j'ai lieu d'être surpris de ne rencontrer qu'un très petit nombre de cellules ouvertes. Enfin, chez *Phallusia*, il n'y a pas de doute que les minuscules gouttelettes ne s'échappent par osmose, et la chose n'est même pas impossible en ce qui concerne les globules plus volumineux.

Nous ne nous arrêterons pas ici sur l'historique de la sécrétion holocrine, et nous rappellerons simplement le bel exemple que nous a fourni la planche XXI, figure 2.

Un mot encore, à ce sujet, sur la contingence des aspects que revêtent les cellules glandulaires : Dans le rectum du *Pecten*, dans celui de *Mya*, planche XXI, figure 5, dans l'endostyle des Tuniciers, planche XXIII, figure 16 à 19, il semble qu'il y ait, au même titre, lieu de prononcer le mot de sécrétion muqueuse : on voit cependant combien ces diverses cellules diffèrent par leur aspect. Il n'est pas douteux qu'ici la cytologie purement morphologique ne doive céder la parole à la microchimie.

CHAPITRE II

L'APPAREIL VIBRATILE DANS SA STRUCTURE ET SES RAPPORTS

Dans le chapitre I nous avons étudié les formations que crée la cellule pour protéger sa paroi libre. Ici nous allons rechercher, comment la cellule émet au dehors une portion hautement contractile de sa propre substance, afin d'agir mécaniquement sur le milieu ambiant. Il était indispensable, avant d'examiner l'appareil ciliaire, de connaître la paroi cellulaire, puisque les cils vibratiles poussent sur cette paroi et doivent s'accommoder des différenciations qu'elle a subies.

Une étude complète de l'appareil vibratile devrait comprendre celle des filaments pseudopodiaux qu'émettent les Protistes Rhizopodes, car ces pseudopodes représentent les premiers degrès de la différenciation des cils. On sait, en effet, que, des pseudopodes filiformes, on passe aux véritables cils vibratiles, par des intermédiaires multiples[1]. Toutefois cette question nous a paru épuisée, et nous avons limité nos recherches aux éléments vibratiles proprement dits.

Les relations que contractent les cils vibratiles avec l'appareil pariétal sont des plus simples, ainsi que nous l'avons vu dans le chapitre précédent. Que la cellule soit nue, c'est-à-dire séparée du milieu ambiant par une simple pellicule physique, qu'il existe une bordure en brosse ou une bordure alvéolaire, le cil est toujours en relation directe avec le cytoplasma. Si la cellule sécrète une cuticule, la substance qui constitue cette cuticule se dépose entre les pieds des cils.

Nous avons dit que nous considérions, comme essentiel, le principe de l'indépendance respective des appareils ciliaire et pariétal. Ce principe nous fournit un premier moyen excellent, pour simplifier

[1] *Cf.* Dujardin (**1835**), Claparède et Lachmann (**1858**), Bütschli (**1878**), Zacharias (**1884, 1885, 1888**), Klebs (**1893**), Blochmann (**1894**), Lankester (**1897**), pour les intermédiaires qui existent entre les pseudopodes et les cils. — *Cf.* R. Hertwig (**1874**), Maupas (**1876**, *a*), Zopf (**1885**), pour le passage, ontogénétique, d'un pseudopode à un cil vibratile. — Pour le développement de cet historique, *Cf.* ma *Causerie* sur les cils vibratiles (**1900**), pages 38-40.

l'appareil vibratile, en le débarrassant de toutes sortes de formations qui ne lui appartiennent pas [1].

Dans le cours de ce chapitre II, nous poursuivons cette besogne de simplification.

A la suite de cette étude, l'appareil vibratile nous apparaîtra dans sa mystérieuse simplicité. Il sera simple en organes, puisqu'il se compose uniquement d'un peu de cytoplasma, effilé en un cone contractile : il n'en deviendra que plus mystérieux, puisque, réduit à ces éléments essentiels, il devra être capable d'obéir à la force biologique coordinatrice.

Nous devons ici rechercher, somme toute, quelles sont les relations du cil avec la substance intracellulaire et voir jusqu'à quel point l'apparition des cils réagit sur l'architecture de l'élément biologique. Cela revient à examiner quelle est la véritable signification des *racines ciliaires* et des *granulations basilaires*.

§ I. Les racines ciliaires.

On désigne, par le mot de racines ciliaires, des filaments qu'on voit s'enfoncer dans le corps de la cellule, en y prolongeant les cils à partir de leur base d'insertion.

[1] On se rendra compte immédiatement combien il est nécessaire de posséder cette notion d'une façon définitive : qu'on relise les mémoires d'Engelmann ou de Frenzel, consacrés à l'étude morphologique des cellules vibratiles, on verra que, dans ces travaux, c'est de l'appareil vibratile qu'il est le moins question. Ces auteurs nous parlent surtout de l'appareil pariétal ; or, cet appareil se retrouve tout aussi bien sur les cellules non ciliées.

Prenant (**1899**, *a*) tombe sur la même confusion : « Les recherches d'Engelmann, dit-il, répétées par Frenzel, Graf et bien d'autres, ont révélé que la garniture ciliée, qui tapisse la surface libre d'une cellule vibratile, est un véritable appareil vibratile, si compliqué qu'on a pu se croire en présence d'une formation *sui generis*, irréductible, n'ayant d'analogue dans aucune autre espèce de cellules. D'après ces recherches, en effet, chacun des cils se décomposerait dans les cas typiques en une série d'articles successifs... L'ensemble des pièces terminales des cils forme la garniture ciliée de la cellule... Tel est le schéma classique de l'appareil vibratile... Il est vraisemblable que la même organisation compliquée doit se retrouver pour les cils qui garnissent la surface des Infusoires... Dans les bordures en brosse, on peut aussi retrouver des traces de l'organisation des cils vibratiles... » (p. 26.)

Non, l'appareil vibratile n'est pas compliqué ; il est innocent de tous les *articles successifs* qu'on y distingue. Ce ne sont pas les *pièces terminales des cils* qui forment la garniture ciliée de la cellule : ce sont les cils eux-mêmes. Le *schéma classique de l'appareil vibratile* est quelque chose d'hétéroclite, qui se laisse décomposer en deux appareils distincts. Ce ne sont pas des *traces de l'organisation des cils vibratiles* que nous trouvons dans les bordures en brosse ; c'est leur organisation propre. Nous connaissons maintenant cette organisation : nous n'y reviendrons plus que quand il sera question des structures communes à l'appareil protecteur et à l'appareil moteur : nous voulons parler des granulations basilaires et des fibrilles intracytoplasmiques.

A. *Les racines ciliaires constituent-elles un organe constant et exclusif de l'appareil vibratile ?*

Voici une question préliminaire qui est en même temps la seule importante. Si les racines ont des homologues en dehors de l'appareil ciliaire; si cet appareil est, sans elles, parfaitement capable de fonctionner, il paraîtra quelque peu oiseux de chercher à donner, aux racines ciliaires, des fonctions prépondérantes dans le mouvement vibratile.

1° Les racines ciliaires sont un organe contingent.

Bien des auteurs constatent que les cils se montrent souvent dépourvus de racines : citons Lenhossek (**1898**) ; mais les seuls qui nous intéressent ici sont ceux qui ont motivé leur opinion, de manière à ce qu'on ne pût pas les taxer de négligence. Or ces derniers sont en très petit nombre.

Voici d'ailleurs ce que dit Prenant (**1899** *b*) à propos des racines ciliaires : « En réalité on peut affirmer qu'elles existent dans toutes les cellules, mais avec plus ou moins de netteté. » (Chap. VI bis, p. 629). On voit donc qu'une simple négation ne serait pas une réponse suffisante[1].

Ellermann (**1899**) soutient que, dans l'intestin d'*Helix*, les cils n'ont pas de prolongement intracytoplasmique. Ce que, dans ce cas particulier, on pourrait prendre pour des racines, ce sont des plissements qui existent dans les parois latérales. Rabl-Rückhard (**1868**) et Leydig (**1883**) avaient déjà émis cette appréciation, en la faisant porter sur les racines ciliaires en général. Ces deux auteurs étaient

[1] On estime généralement qu'Apathy (**1897**) fait alterner les cils avec les filaments intracytoplasmiques, ce qui signifierait que les cils n'ont pas de racines du tout. Telle n'est pas sa théorie : en réalité, il admet l'existence des racines ciliaires; mais il ne leur attribue aucun rôle important. En revanche, il considère comme des terminaisons nerveuses intracytoplasmiques, ou *neurofibrilles*, des filaments chromatiques qu'il fait alterner avec les racines ciliaires. *Cf.* ma *figure 2, D*, en note, page 515. Cette opinion est d'ailleurs erronée : Apathy a décelé les soi-disant neurofibrilles, tant par la méthode des imprégnations à l'or que par l'emploi de l'hématoxyline alunée. Or, les filaments, que colore ce dernier réactif, sont les véritables racines (*Cf.* ma pl. XXI, fig. 23.) Il ne s'agirait plus que de déterminer si les racines ciliaires représentent des neurofibrilles : il n'en est rien, puisque, même lorsqu'elles se réunissent ensemble, de façon à constituer le cône d'Engelmann (**1880**), la fibrille unique, qui résulte de la fusion des fibrilles individuelles, se perd dans le réseau cytoplasmique sans atteindre la base de la cellule (pl. XXI, fig. 4).

dans l'erreur, mais nous ne songeons pas à nier qu'Ellermann ne puisse avoir raison dans un cas particulier [1].

Ellermann rattache son observation à celle d'Heidenhain (**1899** *a*). Dans le dessin qu'il donne des mêmes cellules intestinales d'*Helix*, Heidenhain, en effet, s'il représente des filaments intracytoplasmiques, ne les fait pas aboutir jusqu'au pied des cils : il les arrête à la limite inférieure d'une zone ectoplasmique définie. Il est vrai que, dans un dessin schématique, exécuté à grande échelle, Heidenhain rétablit la continuité. On voit que le cas paraît douteux.

Passons à mes observations personnelles.

On trouve, dans mes planches, plusieurs dessins, relatifs à des cellules vibratiles chez lesquelles, très certainement, les racines ciliaires faisaient défaut. Citons les tentacules dorsaux de l'*Æolis*, planche XXI, figure 24 ; le pharynx du Triton adulte, planche XXIV, figure 15 ou 18, *a* ; les branchies ou le tubercule vibratile chez les Tuniciers, planche XXIII, figure 1 et 2 ; les cellules à plaques ectoplasmique chez les Cténophores, planche XIX, figures 19 ou 20. Dans ces deux derniers exemples, on voit le cil s'étaler pour ainsi dire en nappe à la surface de la cellule, au lieu de se prolonger, sous forme de filament, dans la profondeur du cytoplasma. Je suis encore très convaincu de l'absence des racines, à la base des palettes des Cténophores, planche XX, figures 15 et 16, quoique je n'aie pas à faire valoir ici des raisons aussi péremptoires que dans les exemples ci-dessus.

Voici donc ma première conclusion.

1). Les cils peuvent vibrer sans posséder de racines.

2° *Les racines ciliaires se rencontrent ailleurs qu'au pied des cils vibratiles*

Cette constatation est élémentaire, puisque les bordures en brosse se prolongent, fréquemment, dans l'intérieur du cytoplasma, par des filaments tout pareils aux racines des cils. Nous ne parlons pas ici de la zone ectoplasmique striée, mais de fibrilles coniques, pénétrant

[1] On sait que divers cytologistes avaient aussi attribué, à la présence de plissements latéraux, la striation longitudinale des cellules rénales. Citons Landauer (**1895**). Les cellules rénales contiennent réellement des fibrilles intracytoplasmiques, rattachées à la paroi basale : ce sont les *bâtonnets de* R. Heidenhain, si connus. Nous en figurons les équivalents à la base de beaucoup de cellules du Chironome larvaire, planche XV, figure 6, par exemple.

profondément. Rappelons les observations, dues aux auteurs dont les noms suivent :

Thanhoffer. (**1874**), Klein (**1881**), Lebedeff (**1883**), Rabl (**1885**), Sommer (**1885**), Frenzel (**1886**, **1892**), Kruse (**1887**), R. Heidenhain (**1888**), Cuénot (**1895**), Henseval (**1895** *a* et *b*), Lécaillon (**1899**).

Mais on voudra peut-être nous dire que les racines des cils et les racines de la brosse ne sont pas des formations comparables [1].

Pour répondre à cette objection, il est inutile de s'engager dans une discussion de très haute cytologie. Il suffit de montrer, par des exemples concrets, que les mêmes filaments intracytoplasmiques seront, soit des racines ciliaires, soit des racines de brosse, selon que la cellule sera ciliée ou non ciliée.

Examinons l'intestin d'une larve de Chironome, planche XVI. Dans la section I comme dans la section II du ventricule chylifique, nous trouvons les cellules pourvues d'une bordure en brosse. Dans la section II, cette bordure à des racines. Dans la section I, elle n'en a pas. Dans l'une ou dans l'autre section, il peut se développer des cils vibratiles. Les racines de la section II, qui se rattachent à l'appareil pariétal, tout simplement, deviennent tout à coup des racines ciliaires quand les cils se développent. Les cils de la section I se passent de racines, tout comme le faisait la bordure en brosse.

Il arrive fréquemment que le cytoplasma ne présente pas le même aspect, sur les tissus vivants et sur les coupes. Sur le vivant, les racines apparaissent comme des fibrilles parfaitement rectilignes. Sur les coupes on observe un réseau, qui a une tendance à s'orienter dans le sens longitudinal, mais qui réalise cette tendance à des degrés très divers. De même, sur le vivant, les fibrilles se renforcent à mesure qu'on se rapproche de la paroi libre ; sur les coupes, il

[1] Je fais allusion ici aux travaux de Benda (**1899**), relatifs aux filaments granuleux qu'il rencontre dans beaucoup de cellules et auxquels il attribue un rôle « spécial ». Les racines des cils rentrent dans ces *mitochondres* ; les racines de la brosse en feraient-elles partie au même titre ? Ces mitochondres restent quelque peu mystérieux. (*Cf.* Prenant (**1899** *b*.)

Les *mitochondres* sont granuleux, ainsi que leur nom l'indique. Les filaments radicaux de la bordure en brosse ne le sont pas. Au contraire, beaucoup de cytologistes ont défini les racines ciliaires comme des filaments variqueux. (*Cf.* Engelmann (**1880**). Pour ma part, j'ai toujours rencontré ces derniers parfaitement lisses, *tant sur le vivant que sur les coupes*. On n'a qu'à se reporter à mes diverses préparations et spécialement, si on veut, aux belles racines des cils immobiles de l'organe de Thiele (pl. XXI, fig. 13). Il y a lieu de se méfier beaucoup des productions artificielles, dues à l'action des réactifs fixateurs.

arrive que ce renforcement n'est que peu perceptible. Sur le vivant, les fibrilles intracytoplasmiques supérieures disparaissent, à peu près complètement, au centre de la cellule ; à mesure qu'on s'enfonce, d'autres fibrilles apparaissent, et vont en se renforçant jusqu'à ce qu'elles atteignent la basale. Ce sont les fibrilles intracytoplasmiques inférieures ou bâtonnets de R. Heidenhain. Sur les coupes, on s'aperçoit que les unes et les autres de ces fibrilles supérieures ou inférieures font partie du même réticulum général.

Pour que le réticulum s'oriente de la sorte, il n'est pas nécessaire, bien entendu, que la cellule possède des bordures en brosse ; voici, planche XVI, figure 14, des cellules magnifiques, recouvertes d'une simple cuticule, et sur lesquelles nous ferions des observations identiques à celles qui précèdent.

Ainsi donc, les racines de la brosse sont les homologues des racines ciliaires, puisque les cils apparaissent sur des cellules à bordure en brosse, sans que l'architecture intracellulaire se modifie. D'autre part, les racines de la brosse sont les homologues des bâtonnets de R. Heidenhain, avec lesquels elles se continuent. De même qu'il était bien superflu de chercher à donner, à ces derniers, un rôle spécial dans la sécrétion, puisqu'ils se rencontrent dans toutes sortes de cellules [1], il est non moins superflu d'attribuer une importance sérieuse aux racines ciliaires.

Les racines ciliaires, disons-nous, sont les homologues des bâtonnets de R. Heidenhain : qu'on examine les fibrilles intracytoplasmiques, vers le haut ou vers le bas de la cellule, elles sont, au même titre, ici et là, des portions régularisées et renforcées du réticulum général. C'est de la même façon qu'au chapitre I, paragraphe V, nous avons homologé les bâtonnets de la zone ectoplasmique striée, avec ceux que nous avons figurés à la base de la cellule, planche XVI, figure 2. En réalité toutes ces formations sont comparables.

Rabl (**1885**) l'avait parfaitement dit : les racines de la brosse ou des cils représentent la substance filaire, qui se continue avec les formations fibrillaires extérieures à la cellule [2].

[1] *Cf.* ma *Revue* sur les canalicules urinaires (**1899**), p. 286 et 287.

[2] Nous ne saisissons pas bien ce qu'entend exprimer Théohari (**1900**), quand, à propos du rein, il nous dit que les bâtonnets de R. Heidenhain ne sont pas des *fibrilles*, dans le sens qu'on donne à ce mot en cytologie ; mais que la striation visible sur le vivant résulte de l'alignement des filaments du réseau. S'il entend par là que les filaments ne sont pas épaissis, je suis de son avis (*Cf.* ma pl. XXV, fig. 4) mais ils pourraient s'épaissir, sans que leur signification se modifiât.

Voici donc notre seconde conclusion :

Les racines ciliaires ne sont pas spéciales aux cellules vibratiles.

Quand donc Prenant (**1899** *b*) nous dit que les racines des cils vibratiles n'existent, peut-être, dans les cellules à bordure en brosse, qu'à l'état de simples vestiges, (*Cf.* son chap. VI *bis*, p. 629), nous voyons bien que sa théorie phylogénétique des plateaux striés l'oblige à conclure ainsi, mais nous estimons que cette théorie l'égare et que le corollaire, applicable aux racines des bâtonnets, n'est pas plus légitime que le théorème, applicable aux bâtonnets eux-mêmes.

3° Racines ciliaires spéciales.

Dans tout ce qui précède, nous avons eu en vue ce qu'on pourrait appeler les racines ciliaires usuelles. Mais on rencontre parfois des formations filamenteuses intracytoplasmiques qui, ainsi qu'il est évident, ne se présenteraient pas avec les caractères qu'on leur découvre, si les cils vibratiles n'étaient pas développés. Il faut définir ces racines qui présentent un intérêt particulier au point de vue morphologique.

Etudions d'abord les cônes radicaux d'Engelmann, tels que cet auteur les a découverts chez l'*Anodonte*, et tels que nous en donnons un bel exemple relatif au *Pecten*, planche XXI, figure 4. Nous avons dit ci-dessus, page 000 en note, en parlant de l'interprétation d'Apathy, que ces racines ciliaires ne sont point des neurofibrilles (*Cf.* aussi Lenhossek **1898**). Il est probable qu'elles sont en rapport avec une fonction mécanique, au sujet de laquelle il ne nous est guère possible de nous expliquer davantage[1].

Dans des cas, différents de celai que nous venons de mentionner, il apparaîtra, assez clairement, que la racine ciliaire peut jouer le rôle d'un conducteur nerveux spécialisé.

Chez la larve Trochophore d'*Eupomatus*, Hatschek (**1885**) a dessiné un cordon annulaire, courant par-dessous la couronne ciliée de la larve et réunissant les racines des grands cils qui constituent cette couronne, *figure* **6**, *C*. Chez le *Stentor*, Schuberg (**1889**) a fait une

[1] En **1900**, dans ma *Causerie* sur les cils vibratiles, page 57, j'ai émis l'opinion que les cônes d'Engelmann se rencontraient, sur les cellules du *Typhlosolis*, parce que cette région, moins souple que le reste de la paroi intestinale, était plus exposée aux compressions. Je crains que des explications de ce genre ne soient bien particularistes, et j'aime mieux avouer franchement mon ignorance.

observation identique, relativement aux racines des membranelles. *Cf. figure* 6 *B*. Or, on sait, par les expériences de Verworn (**1889**), que les ondes vibratiles se propagent dans le sein de la substance ectoplasmique, si bien qu'en pratiquant une section au travers de cet ectoplasma, on empêche ces ondes de franchir le point lésé, *Cf. figure* 6, *A*. Par conséquent le cordon basilaire, tel qu'il existe chez le *Stentor* ou la larve d'*Eupomatus*, a chance de correspondre à un trajet nerveux spécialisé. D'ailleurs il n'y a là rien que de très contingent : chez *Nyctotherus*, planche XVIII, figure 16, le cordon basilaire fait défaut.

Rappelons le dispositif réalisé dans les *cellules d'angle* qui portent

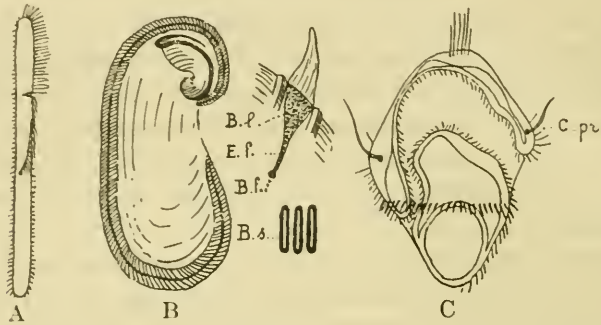


Fig. 6. — A. *Spirostomum ambiguum* ; les ondes vibratoires de la zone adorale ne se propagent pas au travers d'une incision pratiquée dans l'ectoplasme (d'après Verworn). B, zone adorale de *Stentor cœruleus*, pour montrer la fibrille basale *B. f.*, qui unit les lamelles basilaires *B. l.*, de toutes les membranelles ; *B. s.*, bourrelet basilaire d'une membranelle ; *E. f.*, filament terminal de la lamelle basilaire (d'après Schuberg). C, larve Trochophore d'*Eupomatus* ; *C. pr.*, cercle ciliaire préoral, dont les cils se mettent, par leurs racines intracytoplasmiques, en relation avec la nerf. circulaire de Kleinenberg (d'après Hatschek).

les membranelles, dont sont armées les branchies des Acéphales. J'ai, dans la planche XXI, figures 17 à 20, rectifié les descriptions d'Engelmann (**1880**). On voit, sur mes dessins, de quelle façon les racines, provenant de chacune des deux rangées de cils qui forment les membranelles respectives, s'écartent les unes des autres, au lieu de converger. En divergeant de la sorte, elle vont s'accoler à la paroi latérale de la cellule, et, là, rencontrent les racines qui leur correspondent dans la cellule voisine. Qu'est-ce que cet appareil singulier? Est-ce un appareil mécanique, destiné à fournir aux cils un point d'appui solide, dans leurs battements perpendiculaires au plan qui contient chacune

des paires de racines? Si nous remarquons que l'onde vibratile se propage précisément dans le plan de la figure, nous nous demanderons plutôt si cette onde ne passe pas d'une cellule à l'autre, en empruntant, pour son trajet, la substance des racines communiquantes.

Je ne m'étendrai pas ici sur les racines des flagelles, telles qu'on les observe chez les Spongiaires ou les Protistes. On sait que les flagelles contractent souvent, chez ces êtres, des relations toutes spéciales avec le noyau. Les racines se soudent à la membrane du noyau, ou bien se mettent en rapport avec une zone cytoplasmique, particulièrement dense, et qui contient elle-même le noyau. Mais on sait, d'autre part, que les pseudopodes non vibratiles contractent, au même titre, chez les Héliozoaires, des relations spéciales, soit avec un corpuscule central, soit avec les nombreux noyaux de l'animal. *Cf.* Schaudinn (**1894**). Dans ce dernier cas, il s'agit d'insertions nucléaires, dont le rôle ne peut être que mécanique. Il n'y a donc pas lieu de voir, dans les exemples qu'ont signalés Heidem (**1886**), Bidder (**1895**), Minchin (**1892** et **1896**), Plenge (**1899**), relativement aux insertions nucléaires des flagelles vibratiles, autre chose que des dispositifs de renforcement.

Bütschli, dans une conversation que rapporte Plenge (**1899**), confiait à ce dernier que les insertions nucléaires lui semblaient devoir être retrouvées chez tous les Flagellés. Personnellement, j'ai constaté que les flagelles du *Polytoma uvella*, planche XVIII, figure 17, ne se prolongent que par exception dans le cytoplasma. Quand il existe une racine, elle ne s'insère pas sur le noyau[1].

On voit, par ces remarques diverses, que nos deux premières conclusions, quoique justifiées, appelaient un correctif.

Il est parfaitement vrai que les racines ciliaires banales sont une formation contingente; il est non moins certain qu'elles se rencontrent, avec des caractères identiques, ailleurs que chez les cellules vibratiles. Mais, d'autre part, certains filaments intracytoplasmiques, répondant à des conditions particulières, doivent être décrits comme des organes annexes de l'appareil vibratile. Ce sont bien des organes annexes : nous insistons, en effet, sur leur contingence, d'une part, quand ils semblent aptes à remplir la fonction d'un conducteur nerveux, et, d'autre part, sur le rôle, tout passif, qui leur est dévolu dans un grand nombre de cas.

[1] Dangeard (**1901**) a observé parfois cette insertion chez la spore de *Polytoma*.

B. *Les Racines ciliaires possèdent-elles une fonction motrice?*

Les considérations qui précèdent nous permettront d'écarter, sans grande discussion nouvelle, la théorie qui fait, de la racine ciliaire, la raison déterminante de la vibration. Cette théorie était abandonnée, depuis qu'Engelmann (**1880**), répondant à Stuart (**1867**), à Bonnet (**1877**), à Nussbaum (**1877**), avait déclaré n'avoir jamais observé de contractions actives de la part des racines ciliaires.

Gaule (**1881**) faisait remarquer, d'une façon d'ailleurs très vague, qu'il fallait bien admettre que la racine fût, pour le cil, de quelque utilité. Depuis ce temps, la théorie paraissait morte. Mais voilà que Eismond (**1900**) et Benda (**1901**) la soutiennent à nouveau.

Eismond considère que la racine joue, mécaniquement, le rôle de la partie de la rame que tient en main le batelier, le cil étant alors comparable à la partie de la rame, extérieure au bordage du bateau. La racine, inerte, servirait d'insertion à des forces intracytoplasmiques, résultant « de phénomènes moléculaires de nature inconnue. » Benda, (page 156), est d'une opinion très analogue : « Mes observations sur les cellules vivantes m'ont donné, dit-il, l'impression que les cils sont indéformables, qu'ils sont *mus* et non pas *automobiles*. En faveur du rôle moteur des racines, plaide leur constance, et ce fait que, par leur forme et leur situation, elles sont admirablement disposées pour produire, avec une très petite dépense, un effet mécanique considérable. Ajoutons encore qu'elles sont construites avec ces filaments granuleux qui, ailleurs, entrent dans la constitution d'organes moteurs[1]. »

Nous répondrons à Benda. *a*) En lui rappelant nos conclusions précédentes. *b*) En lui faisant remarquer que la racine, organe immobile, ne peut pas agir mécaniquement. *c*) Serait-elle mobile, qu'elle n'agirait pas sur le cil, lorsque celui-ci serait juché sur le bâtonnet, immobile, de la bordure en brosse, ou bien quand il traverserait une cuticule. *d*) Les déformations actives des cils sont classiques. *e*) L'hypothèse des racines ciliaires motrices, qui est fausse, est d'ailleurs absolument

[1] Nous avons déjà signalé les filaments granuleux ou *mitochondres* de Benda ; nous les retrouverons un peu plus loin.

stérile. Elle ajoute une impossibilité mécanique, à un mystère qu'elle n'éclaircit point.

Pour conclure par un fait d'une évidence lumineuse, rappelons ce qui se passe dans les palettes des Cténophores : on connaît les dimensions colossales de ces palettes. Un petit fragment en est seul représenté, planche XIX, figures 15 et 16. Voit-on les contractions que devraient éprouver les cellules exiguës qui supportent ces énormes faisceaux ciliaires, pour leur imprimer une vibration ?

C. Les racines ciliaires sont-elles des organes transformateurs de l'énergie? Constituent-elles un protoplasma supérieur ?

On nous dira que c'est une conception trop simpliste, que de vouloir faire jouer aux racines ciliaires un rôle mécaniquement actif. Telle est bien notre opinion !

Mais ces racines ne possèdent-elles pas, dans la vie intime de l'élément cellulaire, un rôle, peut-être un peu difficile à définir, et cependant hautement biologique? En un mot ne méritent-elles pas, (avec quelques autres portions de la cellule), d'être qualifiées de protoplasma supérieur? On ne dirait pas d'elles, avec Engelmann (**1880**), que ce sont des organes nourriciers, car le mot serait trop prosaïque, mais sous la dénomination d'organes transformateurs de l'énergie, on leur attribuerait une fonction équivalente.

Voici quel est, à cet égard, le langage de Prenant (**1899** *b*) : « Les racines, fibres kinoplasmiques, sont formées de ce plasma particulier, supérieur, le kinoplasme, qui est distinct du protoplasma ordinaire, trophique, du trophoplasma, et qui est le siège des phénomènes chimiques, spéciaux à la cellule vibratile, d'où les moteurs des cils, les corpuscules basaux, tirent leur énergie. Kinoplasme ne doit pas être traduit en français par plasma mobile, non plus que par plasma moteur, mais par plasma préparateur du mouvement ; kinoplasme est une expression abrégée et contractée. Le cil est mobile : le corpuscule basal est moteur ; la racine prépare chimiquement le mouvement ; le cytoplasme ordinaire ou trophoplasme est la réserve où le kinoplasme de la racine puise incessamment les matériaux nécessaires à son activité chimique. Ce ne sont là rien de plus que les quatre organes indispensables à tout appareil moteur. »(Ch. VI *bis*, p. 626).

Si Engelmann a lu cette définition, il a dû se dire que l'épithète de *nourricières*, appliquées par lui aux racines ciliaires, ne traduirait pas déjà si mal, en un seul mot, l'opinion de Prenant.

Dans notre paragraphe A, nous avions, en toute simplicité, considéré les racines ciliaires comme les homologues des autres fibrilles cytoplasmiques. Ici, on veut les élever à une dignité supérieure. Que faut-il penser de cette tentative?

Le mot de *kinoplasma* est classique : si les racines ciliaires sont du kinoplasma, et nous ne nous y opposons pas, il y a aussi du kinoplasma dans le reste de la cellule.

En effet les racines sont, en toute évidence, des portions, régularisées, du réticulum général. Le reste de ce réticulum, régularisé ou non, est donc aussi du kinoplasma. Les racines se perdent, par leur base, dans la masse inorientée de la cellule; elles sont en continuité de substance avec cette masse banale. Les racines n'ont aucune supériorité d'ordre biologique sur le reste du réseau, la preuve en est dans le fait qu'elles manquent parfois là où il y aurait de la besogne pour elles, tandis qu'on les trouve en des places où elles n'ont aucun mouvement à préparer. En un mot : *Si nous devons en faire du protoplasma supérieur, tout ce qui dans la cellule se voit sur les coupes, en dehors du fond amorphe de la préparation, sera du protoplasma supérieur.* Les mots mêmes de kinoplasma et de trophoplasma, dont se sert Prenant, ne lui donnent pas le droit de conclure autrement que nous ne faisons ici.

Si Prenant tient à sa donnée, il faut qu'il dise : *a) le protoplasma supérieur est fait avec du kinoplasma; b) c'est du kinoplasma, élevé encore à un degré supérieur.* La première partie de la définition serait la simple constatation d'un fait, puisque, pour obtenir du protoplasma supérieur, l'auteur prend des parties qui se sont différenciées aux dépens de ce qu'on connaît sous le nom de kinoplasma. Que ces parties soient *morphologiquement différenciées*, cela est certain et nous constatons le fait en les dessinant sur nos figures. Que ces parties soient *de qualité supérieure*, c'est ce qu'il faudrait démontrer, et nous prétendons que, dans la grande majorité des cas, les racines ciliaires n'ont rien de supérieur à toutes les autres fibrilles dont l'aspect est identique.

Pour bien saisir la critique que nous adressons ici à la définition et à la théorie de Prenant, considérons la figure 24 de la planche

XXI : Il n'y a pas de racines ciliaires ; mais il y a un réseau, auquel nous pouvons donner le nom de *kinoplasma*, en appelant *trophoplasma* une substance interfilaire. Il suffit aux cils d'être en relation avec ce réseau pour vibrer. Si le réseau se régularise et que chaque cil se trouve ainsi prolongé dans la cellule par une fibrille, il n'en sera ni plus ni moins. — Ailleurs au contraire, nous verrons, dans les cellules, des fibrilles magnifiquement développées, lesquelles ne jouiront d'aucune activité spéciale.

A quoi Prenant reconnaît-il, pratiquement, sa substance privilégiée ? A sa chromasie spécifique, nous répond l'auteur, et surtout à son affinité pour l'hématoxyline ferrique. Nous reprenons alors notre cellule d'*Æolis*, et nous constatons que le réseau général, qui n'est pas aligné, y est très notablement chromatique, particulièrement les épaississements des points nodaux. Avec ce même réseau, constituons des racines morphologiquement définies, laissons leur, si possible, les granulations chromatiques, faisons-en ainsi des *mitochondres* : en quoi la substance en question va-t-elle devenir supérieure ? Tentons maintenant une épreuve inverse. Cherchons quelque part des filaments, pourvus des propriétés chromatiques que l'auteur exige de son protoplasma spécial. Nous trouvons aisément nos filaments basilaires de la section I, dans le ventricule chylifique du Chironome larvaire, planche XVI, figure 2. Or, ce sont là, visiblement, de simples fibrilles de soutien [1].

[1] Une assimilation entre des fibrilles de renforcement et quelque substance supérieure ne serait pas pour effrayer Prenant. En effet, il considère les fibrilles des cellules intestinales, décelables chez les Asellides ou les Cloportides, comme pouvant bien représenter un protoplasma supérieur. Or, nous les avons reproduites, planche XVIII, figures 6 et 9 : leur rôle est, évidemment, tout passif.

On voit par, cette remarque, combien la logique des choses entraîne l'auteur de la théorie : les racines ciliaires seront du protoplasma supérieur. Mais nous démontrons qu'elles appartiennent au réticulum général. Qu'à cela ne tienne, chez la Ligie ou le Cloporte, des filaments qui dérivent aussi de ce réticulum, et qui sont sans rapport avec des cils, deviendront eux-mêmes du protoplasma supérieur.

Cette logique, dont l'auteur accepte ici l'assujettissement, l'entraînerait plus loin encore. Quand les fibres structurales sont de nature cytoplasmique, il est permis de penser qu'elles ne sont ni supérieures, ni inférieures. Mais si, parfois, elles cessent d'être faites avec du cytoplasma, pour devenir ce que Kassowitz (**1899**), après Hanstein (**1887**), appelle des métaplasmes, si, par exemple, les fibrilles structurales se transforment en chitine, alors le doute n'est même plus permis. Or, précisément, ces fibres intracytoplasmiques des Isopodes, Playfair Mac Murrich (**1898**) les a parfois trouvées chitinisées, chez des individus âgés. Huet (**1883**) avait fait la même observation. On comprend que cette chitinisation n'a pas eu lieu d'un seul coup : en réalité, des transitions insensibles relieront ces fibres, nettement *inférieures*, avec celles que, à la même place, chez quelque individu plus jeune, Prenant voudrait qualifier de supérieures.

Les cils ne seraient-ils pas, eux aussi, du protoplasma supérieur? Il paraît que non, et il y a lieu de regretter cette exclusion, car certainement ils sont hautement différenciés et jouissent d'une remarquable activité. S'ils sont ainsi exclus, c'est, nous dit-on, parce qu'ils ne sont pas chromatiques. Cf. Prenant (**1899** *b*), chap. VI *bis* p. 624. Mais, s'il ne s'agit que d'une question de chromaticité, nous trouverons très facilement des cils chromatiques. Chez la larve de Chironome, des cils vibratiles, planche XV, figure 9, planche XVI, figures 6, 7, des cils immobiles, figures 8, 11, 13; même des bâtonnets de la bordure en brosse, figure 1, *a*, figure 4, *c*. — Chez les Cténophores, des cils vibratiles, planche XIX, figures 15, 16, des cils immobiles, figures 23, 24. — Chez les Tuniciers, des cils vibratiles, planche XXIII, figures 1, 2. — Sur le péritoine de la Grenouille femelle, encore des cils vibratiles, planche XXV, figure 2, *a*. On voit par là que la chromasie ne nous renseigne guère sur les propriétés réelles d'un organite.

Sans qu'il soit besoin d'insister davantage, nous proposons cette conclusion :

Les cils vibratiles n'ont pas besoin d'un transformateur d'énergie spécial, en dehors du réticulum général de la cellule, réticulum dont les racines ciliaires ne se distinguent par aucun caractère de supériorité.

Appendice. — Le protoplasma supérieur en général

Nous venons de faire la critique de la conception du protoplasma supérieur, en nous limitant au cas spécial des racines ciliaires. Il sera bon de terminer ce paragraphe par un examen un peu plus général de la théorie, afin de nous rendre mieux compte de la nature des fonctions diverses qu'on voudrait attribuer à la substance kinoplasmique différenciée dont il s'agit.

Dans ce qui précède, nous nous étions occupés de fibres structurales, en rapport avec un état statique de la cellule : nous rencontrerons maintenant des fibres qui caractérisent un état dynamique et des formations qui témoignent d'un métabolisme intense.

Dans le quatrième numéro de son mémoire sur le protoplasma supérieur, Prenant nous donne, pages 421 et suivantes, ses conclusions générales.

Nous lisons d'abord, page 422 : *a*). « On pourra qualifier de

substance archoplasmique, kinoplasmique ou ergastoplasmique toute substance du cytoplasme qui naîtra par différenciation de ce cytoplasme... ; qui *jouera un rôle prépondérant* dans les actes divers de la vie cellulaire... ; dont la destinée enfin sera de disparaître, *ce rôle accompli*, en laissant souvent un résidu sans importance *fonctionnelle*... L'archoplasme, kinoplasme ou ergastoplasme est donc un *organe* constant de la cellule..., mais il n'en est pas un organe permanent. » Puis nous voyons, page 423 : *b*). « Relativement à la signification physiologique du kinoplasme et de l'ergastoplasme, il faudrait bien se garder provisoirement de considérer les filaments kinoplasmiques des cellules en division, les formations ergastoplasmiques des éléments en état de sécrétion, *comme des agents physiologiques de la cellule, jouant*, dans le premier cas, le *rôle* de fibres contractiles ou élastiques, ayant, dans le second, *celui de fabricants des produits sécrétés*. Il suffit, pour le moment, d'y voir des phénomènes qui nous traduisent l'existence de mouvements dont la cellule est le siège. »

J'ai, dans ces deux citations successives, souligné des expressions qui sont absolument contradictoires. Si la seule chose qu'on peut dire du protoplasma supérieur est qu'il se distingue du protoplasma ordinaire par « une chromasie spéciale et par une figure particulière » (p. 422), la notion que l'auteur veut établir perd toute importance. Comme nous avons été amené à le faire voir tout à l'heure, de simples fibrilles de soutien, parfois même à demi chitinisées, répondront à la définition du protoplasma supérieur[1].

[1] Il sera, d'ailleurs, impossible d'accorder la seconde des citations que nous avons faites, celle où il est dit que le protoplasma ne joue aucun rôle physiologique, avec cette phrase qu'on rencontre entre les deux passages précédemment cités, *c* : « Les fibres centrales et polaires de la cellule en mitose, dites fibres kinoplasmiques, et les filaments ergastoplasmiques des spermatocytes, des ooeytes, des cellules glandulaires, *s'équivalent*. Par suite, il y a équivalence morphologique et *fonctionnelle* entre une cellule en division et une cellule en état de sécrétion. Les états milotique et sécrétoire de la cellule, qui traduisent *l'activité maxima de la substance kinoplasmique ou ergastoplasmique*, ne peuvent être que successifs, puisque, dans chacun d'eux, une différenciation analogue du cytoplasma est réalisée ; ils sont complémentaires l'un de l'autre et représentent à eux d'eux le cycle vital d'une énergide. Il n'y a, dans notre pensée, qu'équivalence et non pas identité du kinoplasma et de l'ergatoplasma, les deux substances ne coïncident pas ; car, si elles étaient les mêmes, *les résultats de leur activité, dans un cas, la division cellulaire, et dans l'autre, la sécrétion, seraient semblables*. Nous pensons qu'il y a même autant de protoplasmas supérieurs, voisins, mais différents les uns des autres, qu'il y a de manifestations analogues, mais diverses, de l'activité cellulaire. »

Evidemment, il faut choisir : si nous conservons les définitions *a* et *c*, nous devons laisser tomber la définition *b*, car cette dernière est exclusive des deux autres.

Négligeant les contradictions dont sont entachées les définitions de Prenant, nous devons considérer le mot de protoplasma supérieur comme s'appliquant, dans l'esprit de l'auteur, à une substance douée d'une activité spécifique, sans quoi ce ne serait guère la peine d'examiner la théorie.

Quelle est, tout d'abord, la signification des fibres du fuseau karyokinétique ?

De deux choses l'une, ou ces fibres sont faites d'une substance particulière qui effectue un travail spécifique, ou elles sont l'expression de l'état dynamique de la cellule et nous indiquent simplement la direction des forces qui agissent aux différents points du champ biologique. *Cf.* Gallardo (**1896**, **1897** et **1901**).

Mais, si nous adoptons l'interprétation de Gallardo, laquelle est tout à fait plausible, il n'y a plus en jeu, dans la cinèse, de protoplasma spécifique. Or, nous ne pouvons guère faire autrement que d'accepter cette interprétation dynamique. En effet, supposons que les fibres du fuseau soient faites d'un protoplasma spécifique, émané, par exemple, du noyau. Puisque cette substance nouvelle va occuper la place où nous la trouvons, c'est que des forces l'y auront conduite. La direction de ces forces est indiquée par l'orientation même des fibrilles.

Or, Gallardo ne dit pas autre chose; seulement il se passe du protoplasma spécial, que nous n'avons aucune raison de faire intervenir, et dont l'apparition ne fait que surajouter un second mystère au premier : s'il se formait un protoplasma spécial, c'est qu'une force spéciale lui aurait donné son existence et ses propriétés.

Donc, ici, la notion du protoplasma supérieur est inapplicable et stérile.

Passons au cas des cellules glandulaires. En vertu de la définition *a*) de Prenant, nous devons y trouver, d'une façon constante, mais non permanente, un protoplasma spécial, entrain de travailler à fabriquer la sécrétion. Et, en effet, ce protoplasma existe et travaille : c'est l'*ergastoplasma* de Garnier (**1897**, **1899** et **1900**). Nous l'avons rencontré en toute certitude chez le Ver-à-soie, planche XVII, figure 1, 4, 5. Nous nous sommes même demandé, à propos de la figure 4, s'il ne fabriquait pas à l'occasion des produits d'absorption, destinés à une sécrétion interne. Donc le mot d'ergastoplasma présente un sens parfaitement clair.

Quant à l'épithète de supérieure, appliquée à l'ergastoplasma, elle

ne paraît pas justifiée. L'ergastoplasma, selon Garnier, est du *prézymogène*. Cette expression signifie que les filaments flexueux, épaissis et chromatiques, sont, dans la série des substances chimiques, placés quelque part entre le cytoplasma et le grain de ferment. Il y a donc beaucoup de chances pour que le prézymogène ne mérite en aucune façon d'être appelé du protoplasma : encore moins serait-il du protoplasma supérieur.

Si l'on voulait, à tout prix, attribuer le titre de protoplasma supérieur à quelque portion du réticulum des cellules glandulaires, on devrait l'appliquer aux filaments qui sont sur le point de s'épaissir : ce sont eux, en effet, qui, au moment où nous observons, sont le plus vivants, le plus actifs. Par malheur, rien ne les désigne encore à nos regards, ni leur épaisseur, ni leur chromasie. Quant à voir, dans ces filaments prêts à travailler, travaillant même déjà, quelque substance spécifique, il n'y a pas lieu de le faire : dans une cellule glandulaire comme celles de ma planche XVII, figure 1, par exemple, il ne peut y avoir, entre les filaments voisins, que des différences de phases ; au bout d'un certain temps, tous auront subi la transformation chimique, et la cellule, épuisée, n'aura plus qu'à mourir. *Cf.* même planche, figure 3.

Logiquement donc, les formations ergastoplasmiques n'ont rien de supérieur. D'ailleurs il s'en faut qu'on les rencontre partout où une cellule travaille chimiquement. Sans doute le cas des cellules du Ver-à-soie est parfaitement net. Dans la série de nos préparations, nous voyons bien encore, planche XIX, figure 3, chez l'*Ascaris*, des ponctuations qui paraissent correspondre à des épaississements du réticulum, mais nous ignorons leurs fonctions. En dehors de ces deux exemples, dont un seul est typique, nous avons cherché en vain de l'ergastoplasma dans les glandes œsophagiennes de l'Arénicole, planche XIX, figure 9 ou 10, où nous voyons les grains de ferment naître pour ainsi dire sous nos yeux, sans que les filaments cytoplasmiques s'épaississent au préalable.

Mais sans doute on nous suggérera que ceux de la figure 10 sont *quelque peu* épaissis : ils représenteraient alors un cas moyen, de même que ceux qu'on aperçoit, çà et là, dans les cellules intestinales du Chironome, planche XVI, figure 7. Dans les cellules hépatiques des Tuniciers, il n'y a sûrement pas d'ergastoplasma différencié [1].

[1] Garnier (**1899**) indique le bleu de toluidine comme le réactif par excellence de

Je ne sais pas le seul à croire que l'*ergastoplasma* représente une formation d'importance biologique secondaire. Renaut et Poncelet (1901) ont décrit la sécrétion dans les corps jaunes, chez quelques Vertébrés. Chez le hérisson, il trouvent un bel ergastoplasma; mais il n'y en a pas chez le Rat, le Cobaye, le Lapin. « Ce serait donc, dans ce dernier cas, une formation contingente, dans le même organe, considérée chez des espèces différentes. »

L'ergastoplasma, connu depuis longtemps dans le pancréas et autres organes, par les travaux de Solger (1894), de Mayer (1895), par exemple, a été décrit soit sous la forme de corps paranucléaires, ou *Kopfchen*, soit sous la forme de filaments à peu près parallèles au grand axe de la cellule et tendant vers la base. C'est sous cet aspect que Tourneux (1899) l'a rencontré dans la muqueuse gastrique du Chien. Il a vu le protoplasma se différencier en filaments basophiles, qui donnaient à leur tour naissance à des granulations acidophiles. La portion claire de la cellule, située à la zone supérieure chez des animaux en pleine digestion, se présentait comme un protoplasma à granulations moins basophiles. Chez des animaux à jeun, toute la cellule était pareille à la portion claire de l'animal examiné en pleine digestion. Les noyaux sont très nets.

Deux causes de confusion surgissent cependant.

On s'est souvent parlé de ses corps paranucléaires, dans des cellules glandulaires, n'étaient pas du noyau. C'est l'avis que soutient (1897) Cuénot à l'égard de son cytoplasma. Si Cuénot avait raison, il faudrait que l'ergastoplasma fût susceptible d'avoir une double origine, car les filaments ferment de Solger ou de Tourneux, aussi que les autres, n'ont rien à faire avec le noyau. Si, au contraire, on se résigne à donner à l'ergastoplasma une origine bien moins nucléaire, cytoplasmique, les corps paranucléaires qui s'observent, de

l'ergastoplasma. Pierantoni a soutenu, dit que l'hématoxyline ferrique colorait une forme cellulaire tout autre que celle du *protoplasma sécréteur*. Quant à moi, c'est avec l'hématoxyline ferrique que j'ai coloré spécifiquement les bâtonnets ferreux des cellules du Tube-digestif, dans le bec de colombine, j'ai coloré. Chez les Tuniciers, j'ai coloré avec l'un ou l'autre de ces deux réactifs. Quant bien même on ne saurait pas à coloré spécifiquement l'ergastoplasma, sur une préparation bien faite, on devrait reconnaître sans peine, ou seul, ou avec les fibres. C'est ainsi que dans aucune des figures 1, 2, 3, 4, 5 de la planche XVIII, les fibres ou essaim cytoplasmique ne sont colorées spécifiquement par l'hématoxyline ferrique, et cependant elles sont de couleur et de teinte sans d'ici.

Dans la figure 5, c'est la même qui les met en évidence.

noyau ne seraient pas de l'ergastoplasma. Cf. par exemple, les phénomènes de sécrétion nucléaire que Dubreuil (**1898**) a décrits à propos de l'histogenèse du venin, chez la Scolopendre, au cours ma planche XXII, figure 1. D'ailleurs on connaît des cas où les corps paranucléaires dérivent, par dégénérescence, de l'ergastoplasma normal; Cf. Bois (**1898**). Nous n'avons pas à nous étendre davantage sur cette question.

Voici maintenant une seconde cause de confusions. En la signalant, nous nous trouverons ramené tout près de la question des racines ciliaires.

On donne souvent, aux productions ergastoplasmiques, le nom de *filaments basaux*. On est alors exposé à les confondre avec les bâtonnets de R. Heidenhain, qui sont, réellement, des *filaments basilaires*. Après quoi, comme les filaments basilaires sont étroitement apparentés aux racines ciliaires, on est conduit à se demander quel rapport il peut y avoir entre ces racines et les filaments ergastoplasmiques.

Le rapport existe, puisque les unes et les autres dérivent du réticulum général. En quoi consistent exactement les transformations respectives qu'elles subissent, lorsqu'elles prennent naissance? Voilà ce qu'il faudrait examiner avec soin dans chaque cas. Les mots de racines ciliaires ou de filaments basilaires ne nous renseignent pas à cet égard, ils désignent simplement la place qu'occupent dans la cellule les fibrilles dont il s'agit. Les uns et les autres sont sans doute susceptibles de posséder des transformations chimiques très diverses : tantôt, assez vivantes pour conduire partiellement les stimuli, tantôt, plutôt destinées à renforcer l'élément dans lequel on les trouve. Enfin nous savons ce qu'il faut entendre par le mot d'ergastoplasma. Mais vraiment, la nécessité de réunir toutes ces formations, sous la même dénomination de protoplasma supérieur, ne se fait pas sentir, puisqu'elles ne possèdent en commun aucune qualité qu'il y ait lieu de mettre en évidence.

De quelque façon que nous abordions le concept du protoplasma supérieur, tel que l'établit Prenant, nous le voyons s'évanouir, dès que nous tentons de le préciser.

Toutefois, si nous passons à l'examen d'une théorie voisine, due à Kassowitz (**1899**), nous nous apercevons que ce biologiste nous offre,

lui aussi, un protoplasma supérieur, et qu'il réussit à nous en faire accepter plus volontiers la notion.

Les idées fondamentales de Kassowitz sont les suivantes :

Ainsi que l'avait dit déjà M. Delage (1895), il ne faut pas croire qu'il n'y ait de cytoplasmique que la portion figurée, décelable soit sur les tissus vivants, soit sur nos préparations. La substance d'apparence amorphe doit être, elle aussi, de nature cytoplasmique ; elle doit posséder une structure définie. Eh bien ! Kassowitz estime, un peu schématiquement peut-être, que la structure propre, tant au cytoplasma d'apparence amorphe qu'au cytoplasma constitutif des fibrilles ou des parois alvéolaires, est une structure réticulée. La substance, qui constitue ce réseau primaire inframicroscopique, s'appellera le *stéréoplasma*. La substance liquide, qui circulera dans les mailles de ce réseau, charriant les matières assimilables et les excréta, sera l'*hygroplasma*. La portion figurée, que connaissent les cytologistes, est une différenciation secondaire du stéréoplasma.

Le stéréoplasma est vivant, en ce sens que ses molécules constitutives, associées en réseau par l'action d'une cohésion spécifique, sont très élevées en organisation chimique, très fragiles. L'hygroplasma est fait de molécules relativement simples et stables ; il n'est donc pas vivant. La vie résulte des transformations chimiques incessantes qu'éprouve le stéréoplasma.

Cela posé, si, dans le stéréoplasma, se constitue une substance particulièrement instable, cette substance réagira, avec une sensibilité particulière, à l'action des stimuli : elle représentera donc vraiment un *protoplasma supérieur* et le mot sera susceptible, cette fois, d'une définition très précise.

Naturellement, nous n'aurons plus à parler d'un protoplasma supérieur particulier à la mitose, d'un autre qui transformerait l'énergie destinée aux cils vibratiles, etc... Partout nous rencontrerions, si notre analyse était poussée assez loin, des molécules chimiques spécifiques, capables de donner naissance, par leur destruction, à des substances plus stables, également spécifiques. Celles de ces molécules stéréoplasmiques qui seront plus complexes que les autres, se détruiront les premières, et voilà tout.

Où trouvera-t-on ces molécules supérieures ? Kassowitz, continuant à édifier sa théorie, nous assure que, dans tous les tissus, soit contractiles, soit nerveux, soit glandulaires, les molécules les plus

fragiles, ou molécules A, coexistent avec d'autres moins altérables, les molécules B. Non seulement elles coexistent, mais les unes et les autres s'associent, de manière à former des appareils dans lesquels elles alternent de façon très précise. Ainsi dans les fibrilles musculaires, la substance A constitue le *myoplasma* et la substance B est reléguée dans le *sarcoplasma* intercalaire. Dans les cils vibratiles, il faudra que les substances A et B s'organisent d'une façon toute spéciale.

Quoique l'auteur, dans son premier volume, se borne à traiter, avec quelques détails, le cas des muscles, il indique que, dans les nerfs, la substance A constituera les neurofibrilles, que, dans les glandes, elle constituera les filaments basilaires [1]. On voit que Kassowitz se rencontre, somme toute, ici, avec Prenant.

Nous ne développerons pas davantage la théorie de Kassowitz renvoyant, pour plus de détails, à l'analyse que nous avons publiée dans l'*Année biologique*, volume VI. Ce qui nous a paru intéressant, c'était de montrer de quelle façon la théorie du protoplasma supérieur aurait chance de pouvoir être objectivée. Telle que Kassowitz nous la propose, elle peut servir, du moins provisoirement, à guider l'observateur.

Il est important, en guise de conclusion à cet appendice, de faire remarquer que la précision, à laquelle parvient l'auteur allemand, dans l'exposé de ses idées sur la structure de son stéréoplasma, comporte des conséquences auxquelles il n'a certainement pas songé. En effet, son but déclaré est d'expliquer mécaniquement tous les processus vitaux. Or, en admettant que sa théorie des molécules actives A et des molécules plus inertes B corresponde à la réalité des faits, nous aurons accompli, avec Kassowitz, un pas en avant, dans la voie de la *description* des phéno-

[1] *Filaments basilaires* ou *filaments basaux* ? Nous n'en savons rien. Si l'auteur, faisant état des anciennes idées de R. Heidenhain, localise sa substance A dans les fibrilles basilaires, homologues des racines ciliaires, il fait fausse route. S'il la place dans les filaments ergastoplasmiques, disposés généralement dans la région moyenne de la cellule, il constate un fait réel. Ceci dit sous les réserves que nous avons formulées à l'égard de l'ergastoplasma de Garnier, considéré comme du protoplasma supérieur.

Quoique le fait de l'épaississement des fibrilles ergastoplasmiques soit loin d'être général, on a quelque droit à admettre, par analogie, que, partout, les substances de sécrétion sont fabriquées aux dépens de la portion figurée du cytoplasma. Cette portion figurée représenterait donc une substance A, par rapport à la portion non figurée qui serait faite de substance B.

mènes ; mais nous aurons reculé d'autant l'époque des *explications*. Nous ne comprenons, ni comment les biogènes stéréoplasmiques prennent naissance et se maintiennent avec leur gamme rigoureuse de constitutions moléculaires spécifiques ; ni pourquoi, parmi ces biogènes, les uns sont plus élevés dans la série chimique et plus fragiles, les autres relativement plus simples et plus stables ; ni par quel procédé mécanique les molécules A et B ont acquis le singulier pouvoir de se disposer dans un ordre parfait, pour assurer le fonctionnement des organes, extraordinairement précis, qu'on nous décrit. Kassowitz ne sait pas résoudre ces énigmes, nous non plus : C'est là toujours le mystère de la coordination biologique.

§ II. Les granulations basilaires.

L'appareil ciliaire, simplifié déjà par sa séparation d'avec l'appareil pariétal, et par la réduction qu'il y a lieu de faire subir au rôle des racines ciliaires, se présente encore à nous, comme formé, d'une manière classique, des cils, expansion du cytoplasma, et des granulations basilaires. Nous nous rappelons la phrase de Prenant (**1899** *b*) chapitre VI bis, planche 626 : « Le cil est mobile ; *le corpuscule basal est moteur* ; la racine prépare chimiquement le mouvement ; le cytoplasma ordinaire ou trophoplasme est la réserve...Ce ne sont là rien de plus que les *quatre organes indispensables* à tout appareil moteur. » Nous soulignons, dans cette phrase, quelques mots importants.

Dans le paragraphe précédent, nous avons montré qu'un organe de transformation chimique était inutile, en dehors, non pas du trophoplasma, mais du kinoplasma général. Il faut maintenant nous expliquer sur la conception qui attribue, à la granulation basilaire, le rôle d'organe moteur du cil. Cette conception des granulations basilaires motrices est, comme on sait, le fruit des observations de Meves (**1897**), Henneguy (**1898** *a* et *b*), Lenhossek (**1898**), observations qui ont paru légitimer une assimilation entre ces granulations et des centrosomes. Or beaucoup de cytologistes considèrent les centrosomes comme des organes moteurs.

Peter (**1899**) a cru pouvoir démontrer directement que la granulation basilaire représentait le centre moteur des cils. Peter, en dilacérant des épithéliums ciliés, pris par exemple dans l'intestin de l'Anodonte, remarquait que les cils des fragments ainsi obtenus continuaient à vibrer, pourvu qu'une minime quantité de cytoplasma

y adhérât encore. Comme cette petite masse cytoplasmique, ainsi conservée, contenait les granulations basilaires, il paraissait naturel d'admettre que ces granulations fonctionnaient comme organes producteurs du mouvement.

Nous sommes ici en présence d'une théorie qui a joui, dès son apparition, d'une grande vogue, et qui l'a conservée, malgré que quelques voix discordantes se soient fait entendre. Cette théorie est double : d'une part on homologue la granulation avec un centrosome, d'autre part on donne à la granulation le rôle d'un centre moteur. Il est donc nécessaire de l'examiner à ces deux points de vue, qui sont parfaitement distincts.

A. Idées théoriques sur les granulations basilaires et les centrosomes.

Avant d'entrer dans le détail de notre argumentation, précisons les rapports que les granulations peuvent avoir avec les centrosomes, au point de vue théorique.

1° Rappel des diverses conceptions relatives au centrosome.

Nous résumerons ici, très rapidement, les opinions principales, professées au sujet du centrosome. Ces opinions peuvent être groupées en quatre catégories.

α. Le centrosome est un kinocentre, un organe nécessaire et permanent, logé dans le cytoplasma, jouant un rôle prépondérant, dans la cellule quiescente comme dans la cellule en cinèse. Il est le véritable centre dynamique de la cellule. *Cf.* Van Beneden et Neyt (**1887**), Francotte (**1898**), et M. Heidenhain, dans différents travaux, par exemple (**1894**). Pour ces auteurs, le centrosome est un organe individualisé, se multipliant par division ou bourgeonnement.

β. Le centrosome n'est pas permanent. Il provient du noyau, d'où il sort pour jouer, au moment de la mitose, le rôle d'un centre dynamique, en se plaçant au pôle du fuseau. *Cf.* Carnoy et Lebrun (**1897**), ou encore Bolles Lee (**1899**). Ce dernier auteur estime que le noyau expulse un certain nombre de corps sidérophiles ; dont la plupart dégénèrent au sein du cytoplasma, tandis que l'un d'entre eux se place dans la mitose au centre de l'aster, où il peut manquer.

γ. Le centrosome est un organe qui n'est ni permanent, ni nécessaire, il provient soit du noyau, soit du cytoplasma. Il se forme par une sorte de condensation ou de différenciation, effectuée aux dépens de la substance archoplasmique. Il est une quintessence de l'archoplasma. Si cette condensation n'a pas lieu, les choses ne s'en passent pas plus mal, parce que l'archoplasma a en lui-même tout ce qui est nécessaire pour développer les forces qui agissent dans la mitose. Si la condensation se fait, le centrosome est dorénavant chargé de jouer, personnellement, le rôle de centre dynamique. *Cf.* Hermann (**1897**), Prenant (**1899** *b*), Boveri (**1901**)[1].

δ. Le centrosome n'est ni permanent, ni nécessaire, ni actif. Puisque la cellule s'en passe quand il est absent, il est à supposer que, lorsqu'il existe, il ne joue aucun rôle déterminé. Sans doute, la substance différenciée, qu'on désigne sous le nom de centrosome, résulte de l'activité physico-chimique de l'archoplasma ; mais on peut admettre que c'est là le fruit d'une sorte de sécrétion, si bien que le centrosome risque de n'être qu'une substance de rebut ; ou encore on estimera que les filaments de l'aster, en se croisant au pôle du fuseau, réalisent mécaniquement un amas de substance chromatique. Si nous considérons la cellule comme un champ dynamique, dans lequel la direction des fibrilles indique le sens des lignes de force, le centrosome correspondra à un point mort de ce champ. Ce n'est donc pas là un organe auquel il convienne d'attribuer une importance biologique quelconque. *Cf.* Eismond (**1894** et **1900**), Wilson (**1895**), Rawitz (**1895** et **1899**), Mac Farland (**1897**). Ces divers auteurs se prononcent, plus ou moins explicitement, en faveur de l'opinion que nous venons de résumer.

Au premier abord, cette dernière théorie paraîtrait la plus sédui-

[1] Cette troisième théorie est d'un usage très commode. Il est, en effet, certain aujourd'hui que le centrosome des cellules en cinèse est quelque chose de contingent. Il est donc très facile de soutenir que, lorsqu'on le voit, il est actif, et que, quand il est absent, c'est que sa « vertu » est disséminée dans la substance polaire, au sein de laquelle il ne s'est pas individualisé. De cette façon, on a réponse à tout. Sans entrer dans l'examen critique de cette théorie du centrosome, non plus d'ailleurs que des deux précédentes ou de la suivante, citons une phrase très caractéristique de Boveri : « Le centrosome n'est pas un organe spécifique de la cellule, dans ce sens qu'il serait fait d'une substance spécifique, mais par le fait... que des particules d'une substance contenue dans le noyau sont capables de se transformer d'une certaine façon, de s'agglomérer et de constituer un centrosome... » Certaines cellules façonneront, de la sorte, un centrosome ; d'autres, « qui, dès le début, se seront développées dans un sens tout différent, n'en posséderont pas ». (p. 192.)

sante, parce qu'elle est la plus simple, Cependant je ne sais jusqu'à quel point elle tient compte de l'importance du rôle que paraît jouer le centrosome dans l'évolution du spermatozoïde et dans la conjugaison des deux pronuclei.

3° Les diverses conceptions relatives à la granulation basilaire.

Quoique la revision rapide, à laquelle nous venons de nous livrer, n'ait pas eu pour but de nous fournir une opinion personnelle à l'égard de la signification du centrosome, ce qui en découle assez clairement, c'est que la doctrine du corpuscule central reste flottante et arbitraire. Il en serait ainsi de celle des granulations basilaires, si nous voulions, pour comprendre leurs fonctions, nous appuyer principalement sur la ressemblance qu'elles présentent avec les centrosomes, ou même sur le fait que, dans certaines cellules germinales, un seul organite fonctionne, à la fois, comme centrosome et comme granulation basilaire. Précisons autant que possible les analogies qui peuvent exister entre ces deux sortes de productions ; il n'en sera pas moins vrai que, ne connaissant pas exactement quel degré d'activité possède l'une d'entre elles (le centrosome), nous n'aurons guère le droit de déterminer, d'après des données aussi fragiles, quelle est la valeur motrice de l'autre (la granulation basilaire).

Avant d'aller plus loin, signalons une grave lacune de la théorie des granulations basilaires, lacune qu'on ne paraît pas avoir aperçue jusqu'ici.

Le rôle moteur du centrosome fût-il bien établi, celui de la granulation basilaire ne pourrait pas être du même ordre. Le centrosome peut être le centre des forces qui agissent dans la mitose, en ce sens que tout se passe comme s'il tirait à lui les chromosomes, le long des fibres du fuseau. Mais la granulation basilaire ne tire pas à elle les molécules constitutives du cil vibratile.

La granulation basilaire occupe toute la base du cône vibratile. Dans ce cône, ce qui est contractile, ce n'est pas l'axe, ce sont des génératrices déterminées. La granulation est un organe symétrique ; les contractions du cil sont dissymétriques. Je sais bien ce qu'on nous dira : la granulation n'est pas, directement, un organe cinétique ; elle ne tire pas sur les génératrices du cil ; elle est un organe excitateur du mouvement, comme une petite pile, comme un trem-

bleur de bobine électrique. Je ne sais si l'on voit très clairement comment fonctionnerait le dit organe excitateur, c'est-à-dire comment il serait lui-même actionné depuis l'intérieur de la cellule, afin de provoquer les changements, dans le rythme ou le sens de la vibration. Mais ne nous attardons pas à cette recherche qui serait vaine. Prennons la granulation telle qu'on nous la définit. Eh bien, pour agir efficacement comme organe excitateur, il faudrait qu'elle se divisât au moins en trois ou quatre organites autonomes, susceptibles de lancer respectivement un courant dans l'une ou l'autre des génératrices actives. Ce n'est plus d'un centre moteur, mais de trois ou quatre centres moteurs que nous aurions besoin. La conclusion est curieuse : la granulation basilaire, supposée homologue d'un centrosome, n'est pas un corpuscule central. Quant à trouver dans les faits d'expérience un appui pour ces conceptions arbitraires, il n'y faut pas songer.

Passons encore sur ces difficultés : puisque les partisans de la granulation basilaire motrice la comparent à un centrosome, voyons comment les diverses théories du corpuscule central seront applicables à cette granulation.

Des quatre théories du centrosome, nous allons pouvoir tirer, non pas quatre, mais trois théories centrosomatiques des granulations basilaires : trois seulement, parce que la seconde théorie du centrosome ne sera pas utilisable. Voici quels seront les caractères de ces trois théories :

α. Au centrosome permanent, nécessaire et personnel correspondra la granulation basilaire, motrice du cil, organe nécessaire, émané du centrosome par bourgeonnement ou division. C'est sous cette forme que s'est présentée et que se présente encore le plus souvent la théorie de la granulation basilaire. Lenhossek (**1898**), qui lui a donné le caractère le plus radical, allait même si loin, qu'il affirmait que, lorsqu'une cellule devenait ciliée, elle distribuait aux cils la totalité de sa substance centrosomatique, sans en conserver la moindre parcelle pour son usage propre. C'était là, dans l'esprit de l'auteur, un théorème rigoureux.

Lenhossek ne se préoccupait pas des conséquences fâcheuses que l'adoption de son théorème risquait d'entraîner pour la théorie même du centrosome ; mais ces conséquences sont inévitables. Si le centrosome est un centre dynamique, c'est un organe d'une importance

capitale ; comment la cellule ciliée, qui s'en serait imprudemment dépouillée, pourrait-elle continuer à vivre aussi bien qu'auparavant ?

Henneguy (**1898**) n'allait pas si loin que Lenhossek. Il faisait, plus simplement, remarquer les analogies existant entre le centrosome et la granulation basilaire, entre l'appareil archoplasmique et l'appareil ciliaire. C'est ainsi que, pour lui, la racine d'une part, les cils de l'autre, représentent les équivalents des fibrilles rayonnantes de l'astrosphère.

γ. Nous ne trouvons pas l'équivalent de la théorie β du centrosome. Mais voici celui de la théorie γ : Au centrosome actif, mais inconstant, correspondraient des granulations basilaires actives, motrices, mais contingentes. Quand on verra, au pied des cils, des granulations sidérophiles, on dira : ces granulations se sont individualisées au sein d'une substance kinoplasmique, au sein, si l'on veut, de la substance des racines ciliaires ; une fois différenciées, elles représentent le centre moteur du cil. Quand il n'y aura pas de granulations basilaires, on en sera quitte pour conclure, du fait de leur absence, que leur substance constitutive est restée disséminée dans la masse du kinoplasma ciliaire.

Je prête ici aux partisans de la théorie des granulations basilaires une opinion qui paraîtra naturelle, eu égard au genre de théories qui ont été réellement présentées à propos du centrosome. Mais je ne connais jusqu'ici aucun cytologiste qui ait eu l'occasion de soutenir explicitement cette hypothèse γ.

En effet, d'une façon à peu près unanime, les cytologistes admettent que les granulations basilaires, centrosomatiques ou non, sont des organes constants [1].

δ. Une troisième opinion consistera à dénier toute fonction motrice aux granulations basilaires. Si, en effet, au cours des vérifications expérimentales, on se bornait à faire voir que les granulations basilaires sont des organes contingents, nous venons d'indiquer que la théorie γ du centrosome leur serait applicable. Mais si, en même temps qu'on décèle leur inconstance, on montre que des granulations typiques se rencontrent au pied de cils ou de bâtonnets immobiles, en des points où elles seraient fort empêchées d'exercer leur pouvoir

[1] Sans doute, quelques voix discordantes se sont fait entendre. Qu'on veuille bien se reporter, à cet égard, au paragraphe *C*, consacré à l'étude intrinsèque de la granulation basilaire.

cinétique, il deviendra évident que, lorsque les cils vibrent, la granulation n'y est pour rien.

Cette théorie de l'inertie des granulations basilaires sera tout à fait assimilable à la théorie de l'inertie du centrosome. Les granulations témoigneront d'une certaine activité du métabolisme cellulaire, mais on n'aura pas le droit de dire que les réactions chimiques, dont on constate les résultats, aboutissent à la formation d'un centre excitateur du mouvement.

B. La théorie de la granulation basilaire, envisagée du point de vue centrosomatique.

La théorie des granulations basilaires s'appuie, disons-nous, sur la théorie du centrosome. On admet que le centrosome joue, dans la cellule en cinèse, le rôle d'un centre dynamique ; on admet en outre que la granulation basilaire dérive de ce corpuscule central de la mitose.

Mais, dans l'enchaînement d'hypothèses que nous présentons ici, il subsiste une grave lacune : Il faut que le centrosome persiste, dans la cellule au repos, et qu'il y joue un rôle actif. Il ne suffirait pas qu'il y persistât comme organe résiduel, comme témoin d'une mitose précédente.

Il ne suffirait pas davantage qu'il indiquât, par sa présence, que le champ biologique commence à se disposer de telle sorte qu'une mitose est prochaine. Il faut qu'il y représente un organe bien vivant, caractéristique de la cellule quiescente. Cet organe bien vivant sera seul capable d'envoyer une portion de sa substance au pied des cils. Ce n'est pas tout, il faudra que ce transport de la substance du centrosome soit un phénomène constaté.

On voit que ce paragraphe se laisse diviser en deux sections : 1° Le centrosome est-il un organe de la cellule quiescente ? 2° Le centrosome contracte-t-il parfois des relations avec les granulations basilaires ?

1° Le centrosome est-il un organe essentiel et permanent de la cellule au repos ?

Mes recherches personnelles n'ayant porté que sur les cellules épithéliales, et n'ayant pas été étendues aux végétaux, je devrai

limiter de la même manière mon historique et mes critiques. D'ailleurs, on peut admettre que les cellules épithéliales constituent un matériel suffisamment étendu, pour nous apporter une réponse à cette question déterminée : le centrosome est-il, pour les cellules quiescentes, un *kinocentre*, comme le noyau est un *chémocentre* ?

S'il m'est permis d'affirmer que, dans aucune des très nombreuses cellules que j'ai personnellement observées, je n'ai rencontré de centrosome fonctionnel, on comprendra que je nie l'existence du centre dynamique des cellules quiescentes, et cela sans m'inquiéter pour l'instant de la fonction que pouvaient remplir les centrosomes réels que d'autres cytologistes ont rencontrés.

Auteurs favorables aux centrosomes épithéliaux. — Solger (**1889** et **1891**) a décelé des centrosphères dans les cellules à pigment de la peau du Brochet. — Flemming (**1891**) a vu des centrosomes dans les cellules péritonéales de la Salamandre larvaire. Souvent il existait des centrosphères, et parfois les corpuscules étaient géminés, placés à une petite distance l'un de l'autre et réunis par un filament. Mais de pareilles cellules ne sont pas réellement quiescentes. — Lebrun (**1891**) a été considéré comme ayant figuré des centrosomes dans l'oviducte des Batraciens. Il est question, en effet, dans son mémoire, de filaments épaissis, formant des aires relativement sphériques. Quelques filaments, mais non les plus épais, s'irradient. Les autres ne sont pas plus orientés que le reste du réticulum. Il n'y a pas là de centrosome ni même de centrosphère, et l'auteur ne le prétend nullement. Prenant pourrait voir là des filaments ergastiques, et il n'est pas du tout improbable qu'il s'agisse de quelque chose de ce genre, les cellules étant sécrétantes. (V. la p. 439 de l'auteur et sa fig. 45, pl. IV). — Hansemann (**1893**) a vu des centrosomes, avec sphères attractives, dans les cellules d'une tumeur cérébrale de l'Homme, dans le mésentère du Lapin et du Chat *nouveau né*. Faisons ici la même remarque que pour Flemming (**1891**) (*Cf.* la citation d'Henneguy, **1896**, p. 146).

Zimmermann (**1893**) a observé des centrosomes et des sphères dans des cellules pigmentaires au repos. Le même auteur (**1894**) en a vu dans toutes les cellules épithéliales de l'utérus, chez la Femme, dans celles du gros intestin et du rein chez le Lapin. Les centrosomes se rencontraient près de la surface libre des cellules : parfois même ils

touchaient la paroi. En **1898**, il a étendu ses recherches à un nombre considérable de cellules, principalement à des cellules glandulaires. Il a trouvé des centrosomes, à peu près partout, même dans les cellules ciliées.

Nous sommes obligés de présenter, à propos du mémoire de Zimmermann, quelques observations critiques, après Fischer (**1899**). Tout d'abord, citons textuellement le passage que voici : « Il est désagréable, au point de vue de la recherche des centrosomes, qu'il se trouve fréquemment dans les cellules glandulaires de très nombreux petits granules..... en dehors même des grains de sécrétion..... Dans ce cas, la recherche des centrosomes devient tout à fait impossible..... Après l'emploi de l'hématoxyline ferrique, j'eus fréquemment avantage à colorer le plasma à la fuchsine acide, afin de déceler, soit une sphère attractive rudimentaire, soit une zone colorée, plus ou moins limitée, autour du centrosome. C'est par une zone de ce genre que j'arrivais à distinguer les centrosomes, *des autres granulations qui étaient de même grosseur.* » (p. 563.)

Il y a lieu de regretter que l'auteur nous ait donné des figures petites et, en somme, schématisées ; s'il représente, dans chaque cellule, un centrosome ou un diplosome, il néglige de nous montrer « les autres granulations qui étaient de même grosseur ». Nous n'aurions pas craint d'être mis en mesure de choisir, nous aussi, parmi toutes ces granulations. Nous nous étonnerons de voir les centrosomes représentés, tantôt à même le cytoplasma, plus ou moins foncé, tantôt dans une logette claire. Nous recommandons spécialement l'examen de la figure 10 de Zimmermann. On y voit les centrosomes figurés, dans deux cellules voisines, de deux façons qui s'excluent l'une l'autre. Même, dans l'une des cellules, nous voyons les centrosomes, représentés sous la forme de bâtonnets qui croisent des filaments du réticulum. Quant à considérer une logette, à parois nettement définies et légèrement colorables, comme suffisante pour authentifier les granules qu'elle contient et permettre de dire que ce sont des centrosomes, nous nous y refusons. Si l'on admet, après avoir parcouru la série de nos préparations, que les granules en question sont faits de quelque substance étrangère au cytoplasma, on considérera comme tout à fait naturel que le cytoplasma se soit isolé de la substance en question, en sécrétant un liquide clair et en

constituant une vacuole à parois nettement délimitées, faites, même, de protoplasma condensé en une pellicule.

Tandis que d'autres auteurs, partisans du centrosome, par exemple Ballowitz, ne craignent pas d'avouer qu'ils ne comprennent pas quel rôle cet organe joue dans la cellule quiescente, Zimmermann déclare nettement que le corpuscule central se place toujours là où il se produit quelque mouvement. (Comment y arrive-t-il ?) « Si les mouvements doivent être répartis également dans la cellule, le microcentre se trouve autant que possible à égale distance de tous les points, par suite dans le milieu de la cellule, ex. : leucocytes, cellules pigmentaires..... Si les mouvements ne se produisent que dans une région déterminée de la cellule, fût-elle même assez étendue (ex. : les accumulations de produits sécrétés dans certaines cellules glandulaires), les centrosomes se placent au centre de cette région..... » C'est pourquoi le microcentre des cellules épithéliales se rencontre tout près du bord libre. « Bref, le microcentre est le *kinocentre*, par opposition avec le noyau, qui est le *Chémocentre*. » (p. 696). Nous avons déjà eu l'occasion de faire remarquer, à propos des vésicules sarcodiques, comment Zimmermann avait essayé d'utiliser ces dernières pour donner une fonction précise au centrosome. Quand il s'agit de cellules caliciformes, l'auteur place les centrosomes dans la thèque, tantôt à cheval sur un filament longitudinal, tantôt au centre d'une sphérule incolore. Nous nous sommes expliqué sur la fausseté de cette conception à propos de nos planches XXIV et XXV.

Von Rath (**1895**) a vu des centrosomes, avec astrosphères, dans les glandes céphaliques de l'Anilocre. Cuénot (**1895**), dans l'intestin moyen d'*Astacus*, paraît avoir eu sous les yeux une sphère attractive *dégénérée*. Telle est d'ailleurs son opinion (V. sa fig. 10). Cela n'empêche pas Zur Strassen de citer cette observation parmi celles qui renforcent la théorie. Kostanecki et Wierzejski (**1896**) disent en note, page 316, que l'un d'eux a vu, dans toutes les glandes, le centrosome placé entre le noyau et le bord libre de la cellule. Heidenhain et Cohn (**1897**), dans l'œsophage de l'embryon de Canard, ont trouvé d'une façon constante des centrosomes.

Lenhossek (**1897** et **1899**), en a vu dans les cellules interstitielles du testicule. En **1898**, le même auteur décrit les cellules de l'épididyme du Lapin comme tantôt ciliées, tantôt non ciliées et cela avec une sorte

d'alternance. Selon lui, les cellules ciliées ne possèdent pas de centrosome. Les cellules non ciliées en possèdent toujours. C'est à cette observation que nous faisions allusion quand nous parlions, dans le paragraphe 4, du théorème de Lenhossek.

Erlanger (**1897**) a observé des centrosomes dans les cellules des feuillets branchiaux, chez la larve de Salamandre. Il fait d'ailleurs remarquer que les granules chromatiques, quand ils sont dépourvus d'un archoplasma bien différencié, n'ont rien de caractéristique.

Ballowitz (**1897** et **1898**) s'occupe, dans un certain nombre de notes ou mémoires, des centrosomes épithéliaux. Citons spécialement l'exemple relatif à l'épithélium pavimenteux du pharynx et du cloaque, chez le Salpe. Les centrosomes y seraient tellement rapprochés de la surface qu'ils seraient, pour ainsi dire, en contact avec l'eau de mer. Fischer lui reproche, avec une sévérité assez légitime, la phrase suivante : « J'ai eu à plusieurs reprises, sur mes coupes, cette impression que les centrosomes pouvaient *sortir de leur sphère et se trouver complètement à nu à la surface même de la cellule.* » Il est certain que la chose serait étrange ! *Cf.* ma planche XXIV, figure 7, *h*. Le centrosome n'ayant aucun moyen de quitter l'archoplasma, qui doit être structuré et très dense, notre impression, à nous, est que l'auteur dessine des granules étrangers à la substance de la cellule.

Ailleurs Ballowitz mentionne les centrosomes, logés dans des centrosphères volumineuses, qu'il a rencontrés chez les larves d'*Amphioxus*. A un certain stade du développement, les cellules s'aplatissent beaucoup : la centrosphère comprime le noyau, qui s'excave ou même se perce. Ici, il n'y a guère de doute qu'on ne nous parle de véritables centrosomes. Or, chez l'adulte, Joseph (**1900**) observe, dans ces mêmes cellules, des formations qu'il interprète comme des centrosomes, et qui n'en sont pas : *Cf.* ma planche XXV. Il y aura peut être lieu de se demander si, chez l'adulte, on assiste à quelque phénomènes de dégénérescence, se produisant aux dépens d'une substance archoplasmique résiduelle.

A propos des archoplasmas dégénératifs, nous citons l'observation très remarquable de Meves (**1895**), quoiqu'elle ne se rapporte pas à des cellules épithéliales. Cet auteur a vu, dans les cellules du tendon d'Achille, chez la Grenouille, des centrosphères incontestables, qui persistaient seules, après que, dans les cellules vieillies, tout le reste

du cytoplasma avait disparu (V. sa p. 136). Il s'agissait d'ailleurs de formations fibreuses, et non de vacuoles claires du genre de celles que j'ai vues chez l'*Amphioxus* adulte.

Prenant (**1899** *d*), dans une note relative aux cellules urticantes des Cœlentérés, décrit une formation « comparable à un centrosome ». Elle paraît surtout comparable à une granulation basilaire. Studnicka (**1899**) a vu des centrosomes dans un certain nombre de cellules, et notamment dans les cellules vibratiles du pharynx, chez la Salamandre larvaire. *Cf.* ma planche XXIV, figure 7, relative au Triton larvaire. Heidenhain (**1899** *a*) rappelle qu'il a trouvé des centrosomes dans de nombreuses cellules épithéliales, notamment dans le rein du Protée.

En **1899** *b*, le même auteur voit des centrosomes, dans des protubérances produites par l'action des réactifs. En **1900**, il déclare avoir vu les centrosomes à l'intérieur de la thèque de toutes les cellules caliciformes, dans les tissus d'un supplicié, de la même façon que les avait vus Zimmermann, et ces centrosomes occupaient, au sein du mucus, la disposition décrite par ce dernier : « Les deux centrosomes sont fusionnés en un seul et très visibles. » L'auteur s'étonne que ces organes lui aient échappé jusque là. Kolster (**1901**) a étudié les centrosomes dans les cellules cornées des Vertébrés. *Cf.* Zimmermann (**1898**). Zur Strassen (**1901**) recherche quelle est la situation des centrosomes chez l'embryon d'*Ascaris*. Quoiqu'il n'ait pas fait d'observations personnelles, sur les cellules réellement quiescentes des animaux adultes, il estime qu'il est actuellement *classique* de considérer les centrosomes comme des organes constants, placés entre la surface de la cellule et le noyau. Il entreprend ensuite une longue discussion, relative à la raison d'être de ces centrosomes : mais nous n'avons pas à le suivre sur ce terrain, puisque c'est le fait même de la présence du centrosome dans la cellule quiescente, que nous aurons à contester.

Nous arrivons à une longue note de Benda (**1901** *a*), malheureusement dépourvue de figures. Il estime que les centrosomes sont tout à fait constants. L'originalité de son travail consistera, selon lui, à avoir découvert tous les termes de passage entre les centrosomes et les granulations basilaires. Laissant ici ce point de vue de côté, nous nous contenterons de nous demander si l'auteur ne serait pas un ami un peu dangereux pour la théorie qu'il défend. Dans des

épendymes pathologiques, il rencontre des centrosomes doués des aspects plus divers, en nombre très variable. Il y a des bâtonnets ; ceux-ci peuvent s'étrangler, se diviser en un certain nombre de segments plus ou moins écartés les uns des autres. Maintes fois on observe un amas épais de très petits granules. Dans un gliosarcome, au centre de cet amas de centrosomes, il voit, soit un granule, soit une vacuole plus ou moins grande [?] (p. 153). Ce sont là des tissus malades. Mais, dans l'épididyme de l'Homme sain, il en est exactement de même : l'auteur aperçoit de gros amas de centrosomes, ressemblant à des noyaux contractés. Finalement il nous décrit un amas de granules placés dans la profondeur de la cellule, dessinant une figure radiée et coiffant une vacuole visible en leur centre [1].

Benda (**1901** *b*) s'occupe à peu près exclusivement de la technique à employer pour déceler les centrosomes.

Nous venons de résumer les appréciations de tout une série de cytologistes, et nous voyons qu'un certain nombre d'entre eux sont fermement persuadés de la réalité des centrosomes, comme organes essentiels de la cellule quiescente. Il ne faudrait pas cependant nous dissimuler que l'unanimité des auteurs précédemment cités est surtout apparente. C'est ainsi que, dans les cellules ciliées de l'épididyme, tandis que Lenhossek ne trouve pas de centrosomes et voit, à la base des cils, des granulations basilaires, Zimmermann observe l'inverse. Dans ce même organe, Benda découvre des amas sidérophiles profonds qui avaient échappé tant à Lenhossek qu'à Zimmermann. Enfin, comme nous l'avons fait remarquer au passage, certains auteurs décrivent des centrosomes qui paraissent en rapport avec une fonction karyokinétique ; d'autres observent des corpuscules centraux dégénérés ; d'autres baptisent, du nom de centrosome, des granules, dont l'authentification reste très insuffisante.

Auteurs défavorables. — Nous ne rencontrons qu'un petit nombre d'auteurs, disposés à soutenir explicitement que la cellule quiescente

[1] Voici la phrase allemande : « Etwas abweichend ist ein Bild, welches ich aber nur vereinzelt gefunden habe. Hier liegen die Centralkörper in einem Ballen in der Tiefe der Zelle oberhalb des Kerns in einer deutlichen Radiärstellung gegen einen in ihrer Mitte gelegenen Hohlraum. » (p. 154.) Si nous comprenons bien, il s'agit ici, dans la pensée de Benda, d'un amas de futures granulations basilaires provenant de la multiplication du centrosome. La vacuole représenterait-elle, selon lui, un archoplasma en dehors duquel les granules auraient émigré ??

n'a pas besoin d'un centrosome ; mais quelques-uns avoueront volontiers qu'ils l'ont cherché en vain.

Henneguy (**1896**) reconnaît qu'il n'en n'a jamais trouvé avec certitude dans les cellules épithéliales. Voici comment il s'exprime : « Je n'ai pu observer les centrosomes dans les cellules épithéliales à l'état de repos, tout au moins d'une façon assez nette pour affirmer leur existence ; j'ai vu en effet, plusieurs fois, dans le voisinage du noyau, une granulation colorée, mais qui ne différait pas des autres granulations contenues dans le protoplasma, et je n'oserais dire qu'il s'agissait dans ce cas d'un centrosome » (p. 147). Ailleurs, il est vrai, dans le tissu lymphoïde du foie de la Salamandre adulte, il observe un grand nombre de centrosomes avec leur astrosphère (V. sa fig. 86) ; mais aussi, dans ce tissus, très souvent le noyau présentait « plus ou moins des signes d'une prochaine division » (p. 148). Nous trouvons encore cette phrase : « Le centrosome est très facile à observer dans les cellules testiculaires, à l'état de repos, de la Salamandre et du Triton » (même page). Il s'agit encore ici d'un tissu dans lequel les mitoses ultérieures ne sont point éloignées. Voici la conclusion de l'auteur : « Il n'y a aucune impossibilité à admettre, avec Flemming, jusqu'à preuve du contraire, que les centrosomes peuvent devenir invisibles dans certaines cellules à l'état de repos » (p. 149).

Meves (**1899**), dans les tissus du rein larvaire chez la Salamandre, figure mainte cellule quiescente comme dépourvue de centrosome. Ainsi fait aussi Henry (**1899**) à propos de l'épididyme, dont il étudie la fonction sécrétoire. Limon (**1901**), dans une note sur l'épithélium des vésicules séminales et l'ampoule des canaux déférents du Taureau, ne mentionne pas de centrosomes. Gurwitsch (**1900** et **1901** *a* et *b*), qui connaît fort bien les diplosomes des auteurs, ne croit pas qu'ils représentent des centrosomes. Il ne donne pas de raisons bien nettes à l'appui de son opinion.

Il est évidemment fort inutile d'allonger cette liste, en citant tous les auteurs qui ne figurent pas de centrosomes : ce n'est pas par prétention qu'on peut renverser une théorie qui a pour elle tant d'observations sérieuses.

Aussi n'est-ce pas ainsi que procède Fischer (**1899**), dans son remarquable ouvrage sur le protoplasma. A une critique sévère des *complaisances* que Zimmermann et quelques-uns de ses confrères témoignent à l'égard des centrosomes, complaisances dont mainte

citation pourrait donner la preuve, Fischer ajoute des expériences curieuses. Il injecte, dans de la moelle de sureau, une série de substances albuminoïdes, fixe au sublimé, fait des coupes, colore à l'hématoxyline ferrique, le réactif par excellence des centrosomes. Après quoi il observe, sur ses préparations, toutes sortes de granules parfaitement pareils aux centrosomes des auteurs (V. p. 228 et suiv., fig. 15, etc.). Nous citerons spécialement cette phrase, par laquelle l'auteur explique que les soi-disant centrosomes se rencontrent fréquemment à la surface libre de la cellule : « Le réactif fixateur, pénétrant dans les profondeurs de l'organe par les canaux des glandes, possède sa concentration maxima dans la portion supérieure de la cellule. Si, en cette place, il existe des substances précipitables, c'est ici qu'elles se trouveront coagulées avec la plus grande énergie..... Ces granulations offriront une plus grande résistance à la décoloration » (p. 235). Somme toute, Fischer a montré, d'une part, que les partisans des centrosomes épithéliaux se contentaient trop souvent de juger sur l'apparence, d'autre part, que ces mêmes apparences pouvaient résulter de formations, radicalement étrangères aux corpuscules centraux réels.

Observations personnelles. — La méthode que j'ai employée se résume en ceci : examiner un très grand nombre de cellules et les dessiner sans aucune schématisation. Jamais je ne me suis cru autorisé à faire un choix quelconque entre les granulations visibles sur les préparations. C'est le lecteur qui voudra bien conclure lui-même, en tenant compte de quelques remarques préjudicielles et que voici : Toutes les cellules que j'ai figurées avaient été parfaitement fixées et décolorées sous le microscope. Jamais le cytoplasma ne présentait cet aspect granuleux et pointillé, qui empêcherait de discerner les centrosomes, s'il y en avait. Ce n'est pas parce que je n'ai pas eu sous les yeux les granules isolés, diplosomes ou autres amas sidérophiles, figurés par les auteurs, que je conclus contre les centrosomes épithéliaux : au contraire, j'ai représenté un très grand nombre de ces corpuscules. Mais j'ai estimé qu'ils n'ont pas la signification qu'on a voulu si souvent leur donner. Dans toutes les préparations reproduites ici, j'avais cherché les centrosomes.

Cela posé, il suffira de jeter un coup d'œil sur mes dessins, pour voir qu'un grand nombre de cellules ne contiennent aucun granule qui puisse être considéré comme un centrosome. Quant aux granules

que je dessine, on constatera qu'ils ressemblent absolument aux centrosomes des auteurs, observés, parfois, dans les tissus même représentés ici. Plusieurs auraient tout ce qu'il faudrait pour être baptisés centrosomes, mais, par des transitions bien ménagées, nous passons à des corpuscules qui ne peuvent pas recevoir cette interprétation : les mauvais font tomber les médiocres, lesquels entraînent les bons à leur suite.

J'ai aussi considéré, comme mauvais, les granules qui auraient constitué, pour les cellules, des microcentres multiples. Voici ce que j'entends par là : Quand Heidenhain (**1894**), page 571, dans les cellules géantes de la moelle, observe jusqu'à cent granules par cellule et les considère comme autant de centrosomes, c'est affaire à lui : mais, quoi qu'il en soit de la légitimité de son interprétation, ces granules ne forment qu'un microcentre. C'est de leur ensemble qu'il faudrait dire qu'il représente le centre dynamique de la cellule. Tout au contraire, lorsque nous rencontrons deux, trois diplosomes ou davantage, formant des microcentres individualisés, nous devons penser que la cellule aurait autant de centres dynamiques. Ce serait beaucoup pour une cellule quiescente. Encore si la cellule réagissait en disposant son cytoplasma, de façon à nous prouver que ces microcentres sont réellement des centres dynamiques, nous n'aurions qu'à enregistrer ces cas bien nets de cellules quiescentes pluripolaires : mais le cytoplasma ne témoigne que de l'indifférence à l'égard de ces granules. Il les isole au sein d'une vacuole et ne s'en occupe plus. Nous pouvons dire que son attitude doit régler la nôtre !

Non moins caractéristique que leur inconstance, que les variations de forme ou de nombre dont ils sont susceptibles, sont les caprices que ces corpuscules manifestent, au point de vue de leur place dans la cellule. Après avoir observé des diplosomes typiques, isolés et situés, d'une façon classique, quelque part entre le noyau et la surface de la cellule, souvent tout près du voisinage de cette surface, voici que nous en trouvons d'autres, non moins classiques, pour ce qui est de leur forme, mais disposés sous le noyau ou par côté.

Enfin tous les caractères, que nous venons d'esquisser, se combinent de cent façons, de telle sorte qu'il est impossible de dégager une loi, à laquelle obéiraient les centrosomes des auteurs, loi qui permettrait de les considérer comme des organes de la cellule. Tout, au con-

traire, indique qu'ils sont étrangers au cytoplasma et que ce sont, soit des parasites, soit, plutôt, des substances de rebut [1].

Nous nous bornerons à grouper ici, le plus sommairement possible, les résultats exposés ailleurs en détail, à propos de chaque préparation. Dans la planche XVI, examiner les figures 5, 6 et 7. Dans la planche XVII, la figure 8 est spécialement instructive, à cause du nombre des diplosomes, logés à la limite du protoplasma, ainsi que dans l'épaisseur même de la cuticule. La cellule de droite de la figure 1 nous montre des grains de sécrétion très analogues aux centrosomes. Dans la planche XIX, examiner la figure 2, puis la figure 9, à cause du diplosome qui se trouve à cheval sur un filament, au centre du dessin, au-dessous d'un noyau prêt à être expulsé. Dans la planche XXI, voir les figures 17, 18, 21, 22. On pourrait se demander particulièrement où se dissimulerait le centrosome dans la figure 24. Dans la planche XXII, la figure 1 nous a fourni l'occasion d'une étude spéciale des grains sidérophiles que les noyaux émettent dans le cytoplasme. Nous aurions eu sans doute à comparer plusieurs cellules du croquis *g*, avec les observations de Benda (**1901** *a*), si cet auteur avait publié ses dessins. On pourra encore examiner plus spécialement les figures 10 et 21. La planche XXIII, dans les figures 4, 6, 7, 16, 17, 18, nous montre les termes de passage, entre des granulations à peu près pareilles aux centrosomes et d'autres qui sont, décidément, beaucoup trop volumineuses. Chose remarquable, les granulations géantes forment, elles aussi, des diplosomes ! Sur la planche XXIV, nous avons longuement décrit la figure 7, qui nous montre des formations très caractéristiques. On y verra combien les centrosomes de Zimmermann en prennent à leur aise avec le rôle qu'ils devraient jouer dans l'excrétion des produits fabriqués. Quant à la figure 5, elle nous montre vraiment plus de microcentres que nous n'oserions en souhaiter. Voir encore la figure 17, *b*. Enfin, c'est avec la planche XXV que nous parvenons au point le plus intéressant de notre critique. On jettera un coup d'œil sur les différents dessins des figures 1 et 2, pour se rendre compte de la faible proportion des micro-

[1] On nous reprochera peut-être de n'avoir pas, dans ces recherches, fait varier notre réactif colorant. Nous avons agi à dessein. En premier lieu, l'hématoxyline ferrique est un réactif de premier ordre pour qui a acquis une habitude suffisante de son emploi et sait en régler l'action. En second lieu, nous désirions obtenir des préparations qui fussent comparables, non pas seulement entre elles, mais avec celles des cytologistes dont nous cherchions à contrôler les travaux.

centres. Puis on passera en revue tous les dessins de la figure 3, depuis ceux qui nous préviennent, provisoirement, en faveur de la théorie, jusqu'à ceux qui sont de nature à décourager les meilleures volontés (*c*, *e*, *h*, *i*, *j*, *k*). Sur les figures 11 à 14, nous observerons, chez l'*Amphioxus*, toutes les phases d'une dégénérescence vacuolaire très singulière, et nous nous rappellerons que Joseph (**1901**), en présence des premiers stades, avait conclu qu'il s'agissait là de centrosomes, placés dans de grandes centrosphères.

Enfin, pour terminer par un tissu que nous avons obtenu très spécialement bien fixé et coloré, l'épididyme de la Souris, nous demandons qu'on mette en parallèle, planche XXV, la figure 8, sur laquelle on ne verra aucun centrosome vrai ou faux, et la figure 9, où il y en a vraiment trop ! Sur cette même figure 9, le centrosome fonctionnel d'une mitose coexiste avec les granulations cytoplasmiques qu'on voudrait homologuer avec lui.

Nous ignorons si nos observations seront de nature à convaincre ceux qui soutiennent la théorie des centrosomes épithéliaux ; en tous cas, on voudra bien reconnaître que peu de cytologistes, partisans de cette théorie, ont représenté un plus grand nombre de granules sidérophiles, examinés dans des tissus plus variés. Ce n'est pas de notre faute si, malgré tout, beaucoup de cellules en sont restées dépourvues, et si, nulle part, les soi-disant centrosomes n'ont paru disposés à remplir une fonction active quelconque, dans la cellule qui les logeait en son sein. Nulle part même, dans mes préparations, la zone claire entourant le granule n'a paru être autre chose qu'une vacuole, vide de tout tissu cytoplasmique.

2° *Les centrosomes vrais peuvent-ils contracter, avec les granulations, basilaires, des relations précises ?*

Pour ce qui est des cellules germinales, examinées dans l'un ou l'autre des deux règnes, ou encore des Protistes, la réponse est affirmative dans un grand nombre de cas, négative dans d'autres. Pour les cellules épithéliales, il y a, croyons-nous, lieu de répondre négativement.

Cas des cellules germinales et des Protistes. — On sait que Meves (**1827**) et Henneguy (**1898**) ont, chez les spermatocytes et les

spermatogonies des Lépidoptères, observé des centrosomes fonctionnels, desquels émanaient des filaments ciliformes. Ces filaments, dont on ne sait pas s'ils étaient vibratiles, représentaient, d'une façon anticipée, la queue du futur spermatozoïde. On sait, en outre, que, d'une façon classique, la pièce intermédiaire du spermatozoïde achevé, sur laquelle est insérée la queue, contient le centrosome. D'ailleurs, dans le cours des transformations que subit le spermatocyte pour devenir un spermatozoïde, l'ébauche de la queue est rattachée au centrosome. Erlanger (**1897**) a observé comment, dans les spermatozoïdes vermiformes de *Paludina vivipara*, les cils, qui tiennent lieu de la queue des spermatozoïdes normaux, sont portés sur une plaque chromatique qui résulte d'une transformation du centrosome. Meves (**1901**), dans une note préliminaire, précise les conditions de cette histogénèse. Ces diverses observations sont extrêmement favorables à la théorie que je suis obligé, néanmoins, de combattre, pour ce qui concerne les cellules épithéliales. Ici, il n'y a même pas lieu de prononcer le mot de théorie ; nous sommes en présence d'un fait positif : le centrosome se transforme en une ou plusieurs granulations basilaires.

Non moins favorables à la théorie, sont les observations faites chez les anthérozoïdes des végétaux, tels que les Fougères, les Cycadées. Ces observations sont classiques et sortent d'ailleurs du cadre de ce mémoire. Je n'y insiste que pour rappeler que c'est seulement Belajeff (**1899**) qui a suivi le centrosome fonctionnel, depuis le moment où on le voit au pôle de la mitose, jusqu'à celui où sa substance (ou tout au moins ce qui paraît provenir d'une multiplication de sa substance), constitue l'énorme ruban chromatique porteur des cils, le *Cilienbildner*.

Rappelons encore le mémoire d'Ishikawa (**1899**) sur la Noctiluque. Après la division de la Noctiluque adulte, le tentacule émane de ce qui subsiste de l'archoplasma. Quant à la zoospore, elle possède un flagelle qui se forme directement aux dépens des fibres du fuseau. *Le centrosome reste à la base du flagelle.*

Sans quitter le groupe des cellules germinales ou celui des Protistes, nous allons maintenant citer des exemples tout à fait défavorables à la théorie.

Voici d'une part Wasielewski et Senn (**1900**) et Laveran et Mesnil (**1900** et **1901** *a* et *b*) qui étudient des Flagellates du sang des Ver-

tébrés, l'*Herpetomonas* du Rat, pour les premiers, le *Trypanosoma* de la Grenouille, pour les seconds. Les observations de Wasielewski et Senn sont les plus précises. Le flagelle est inséré sur une forte granulation chromatique, profondément enfoncée dans les tissus et que les auteurs ont le tort de nommer une *racine ciliaire*. D'autres observateurs, Plimmer et Bradford (**1899**), Rabinowitsch et Kempner (**1899**) avaient déjà signalé cette granulation. Les premiers en faisaient un micronucléus et les seconds un nucléole. Wasielewski et Senn l'homologuent à toutes les granulations basilaires, du moins au point de vue physiologique. Ils en font l'organe moteur des cils. Mais ils ont soin de dire que *ce n'est pas un centrosome*. En effet, d'une part cette granulation appartient à l'ectoplasma (ils disent *périplasme*), d'autre part, quand les noyaux se divisent, d'une façon qui ressemble assez à une division directe, la granulation basilaire ne prend aucune part à la division. Elle se divise elle-même de son côté pour donner naissance à un second flagelle. Laveran et Mesnil comparent leur granulation à un centrosome, mais ils estiment qu'il ne prend aucune part à la division du noyau, et que cette division se fait par amitose. Ce n'est donc pas un centrosome. A cette observation il faut joindre celle de Stassano (**1901**) qui, sur le même *Trypanosoma* de la Grenouille, rencontre des divisions mitotiques, auxquelles la granulation basilaire reste aussi étrangère que chez le type voisin, l'*Herpetomonas* du sang de Rat.

Dangeard (**1901**) étudie la zoospore du *Polytoma uvella*. Il voit, au pied des deux flagelles, la granulation que, personnellement, j'ai signalée chez l'animal adulte, dans ma causerie de **1900** sur les cils vibratiles. (*Cf.* dans cette causerie, la fig. 8, et ici, la pl. XVIII, fig. 17). Dangeard observe une racine du flagelle, allant s'insérer sur le noyau par un condyle. Il appelle la granulation basilaire le *blépharoplaste*, en mémoire du travail de Webber sur les anthérozoïdes, et la racine est pour lui le *rhizoplaste*. Cela posé, l'auteur compare tout ce petit appareil avec celui du spermatozoïde, considéré comme un descendant du Flagellé. Il ajoute que les parties similaires doivent être homologues. Mais la suite plaira moins aux partisans de la théorie centrosomatique. Voici comment s'exprime l'auteur : «... Or la cellule de *Polytoma uvella*, d'après nos observations, ne possède certainement pas de centrosome : le bléopharoplaste, le rhizoplaste et le condyle, sont des différenciations protoplasmiques transitoires, au même titre

que les flagellums : cette différence d'origine, pour des appareils identiques, semble, *a priori*, bien extraordinaire. Aussi, sommes-nous bien convaincu que le centrosome ne joue pas dans la spermatogénèse le rôle qu'on lui attribue : nous n'admettons, pas plus ici que pour la karyokinèse, le nom de *centre dynamique* donné au centrosome. »

Nous pouvons ajouter, à l'appui des observations qui précèdent, que, chez les Infusoires, les centrosomes ne paraissent guère différenciés, et qu'on se demande comment, chez eux, les granulations basilaires pourraient dériver d'un corpuscule central.

On sait qu'il a été observé quelquefois des granulations basilaires chez les Infusoires. Le premier dessin, correspondant à une préparation fixée et colorée, est celui de Hoyer (**1899**), lequel n'a pas toute la précision désirable. Avant lui, Bütschli (**1887-1889**) avait vu des granulations chez *Stentor cœruleus*, sur le vivant. Le même Bütschli avait observé les épaississements basilaires des membranelles, par exemple chez *Bursaria*, et Schuberg (**1889**) avait spécialement étudié cette formation chez *Stentor cœruleus*.

Plenge (**1899**), chez les spores des Myxomycètes colorées à l'hématoxyline ferrique, étudiant l'union du flagelle avec le noyau, par l'intermédiaire du *corps en poire*, estime que la présence d'une granulation, à la base du flagelle, n'est pas une chose constante. Prowazek (**1900**) n'a observé que des Infusoires vivants : il n'y a donc pas à tenir grand compte de son opinion, défavorable à la thèse de la constance des granulations. Eismond (**1900**) n'a pas vu de granulations basilaires au pied des cils des Infusoires ; parlant des bourrelets basaux des membranelles, il estime qu'ils correspondent à un simple épaississement de la cuticule. Il est à peine besoin de faire observer que, sous cette forme, la thèse est insoutenable : un cil ne peut pas s'insérer sur une cuticule. Du moment qu'il est en continuité de substance avec le bourrelet basal, c'est que ce bourrelet est cytoplasmique.

Quant à moi, je représente, planche XVIII, figure 12, 14 et 16, les bourrelets basilaires des membranelles, chez *Balantidium et Nyctotherus* : ces bourrelets sont colorés sur coupe à l'hématoxyline ferrique.

Enfin, sur la même planche, je représente la pellicule chromatique qui recouvre le corps de *Gregarina polymorpha*, et je fais remarquer

combien cette pellicule ressemble à celle de *Balantidium*, par exemple. Or, chez la Grégarine, il n'y a pas de cils. Ce n'est donc pas parce que les côtes de l'Infusoire portent des cils qu'elles sont sidérophiles. Quant aux bourrelets basilaires des membranelles, ils paraissent être de la même nature que les côtes.

En résumé, voici tout une seconde série d'observations qu'il y a lieu d'opposer à la première : Dans la première série, il y avait identité entre les granulations basilaires et les centrosomes. Dans la seconde, les granulations sont des formations toutes différentes du corpuscule central, lequel manque souvent. Ce simple parallèle est fait pour diminuer considérablement l'importance des observations de la première série. Nous ne voudrions pas être accusé de proposer une conclusion trop hâtive; mais certainement l'organite qui, dans un cas, peut fonctionner comme centrosome (spermatocyte des Lépidoptères) et dans un autre cas, laisser la mitose s'opérer sans y prendre la moindre part (exemple des Trypanosomes), ne doit pas posséder les propriétés d'un centre dynamique.

Cas des cellules épithéliales. — Avant Benda (**1901** *a*), aucun cytologiste n'apporte, en faveur de la théorie centrosomatique des granulations basilaires, d'observation positive qui soit relative aux cellules épithéliales. Un instant, le théorème de Lenhossek avait semblé capable de fortifier la doctrine. Nous avons vu ce qu'il fallait penser du théorème au point de vue théorique; au point de vue expérimental, il a été immédiatement reconnu faux : quoi qu'on pense des granulations sidérophiles dont nous avons présenté la critique, ces granulations se rencontrent dans les cellules vibratiles, au même titre que dans les cellules non ciliées.

Nous avons déjà parlé assez longuement des observations de Benda. L'auteur estime, sans nous montrer de dessins à l'appui de son dire, qu'il a, dans l'épididyme de l'homme, démontré la réalité de la transformation des centrosomes en granulations basilaires. Les centrosomes constituent, selon lui, de gros amas sidérophiles, logés dans les profondeurs de la cellule. Quand d'ailleurs il s'agit de nous décrire, dans le détail, les termes moyens, entre cette position profonde des soi-disant centrosomes, et l'apparition des granulations basilaires, le langage de l'auteur devient très hésitant. Qu'on en juge : « On rencontre des cellules, dans lesquelles l'amas sidérophile se désagrège en se rapprochant de la surface. La cellule porte déjà quelques cils

isolés, munis de leurs granulations. Çà et là, on éprouve l'impression de constater tous les stades entre le départ du granule qui se détache de l'amas sidérophile profond et l'installation de ce granule au pied d'un cil » (p. 154)..... Ce sont là, en effet, des impressions. L'auteur finit même par se demander s'il ne s'agirait pas de phénomènes régressifs, éprouvés par une cellule ciliée déjà constituée! Enfin voici comment il se représente l'histogénèse de la cellule vibratile : « Je pense que la jeune cellule vibratile doit souvent entrer brusquement en action, en acquérant d'un coup son appareil ciliaire au complet, sans quoi, dans chaque épithélium vibratile on devrait rencontrer tous les termes de passage..... Les choses ne peuvent pas se passer autrement que comme suit : Il faut que tout le paquet des granulations basilaires, avec les cils achevés, s'élève brusquement à la surface » (p. 154). Nous en demandons pardon à Benda, mais les choses peuvent se passer tout autrement : si l'amas sidérophile profond n'est pas du tout un paquet de centrosomes, et si les granulations basilaires sont des différenciations chimiques secondaires, il n'y aura pas lieu de chercher de terme de passage entre l'amas profond et la couche des granulations. L'auteur part d'une conjecture, dont nous croyons avoir suffisamment démontré la fausseté. Le reste de son interprétation n'est pas moins hypothétique [1].

Avant de quitter le terrain où Benda nous a entraîné, nous renvoyons le lecteur à notre planche XXII, figure 1. On trouvera, dans les cellules, des amas sidérophiles considérables, sécrétés par les noyaux : on verra ces amas se comporter tout comme ceux que décrit Benda. Ils se rapprochent plus ou moins de la surface ; ils sont susceptibles de se désagréger. Malheureusement pour la théorie que nous combattons, non seulement les cils, mais de minuscules granu-

[1] Nous trouvons, dans un tout récent mémoire de Gurwitsch (**1901** *b*), des figures qui doivent correspondre assez exactement aux préparations de Benda. Gurwitsch, après Aigner (**1900**), décrit, dans la partie supérieure de l'épididyme, des filaments pseudopodiaux immobiles, émergeant de la cellule sous forme de petits buissons, et se prolongeant dans le cytoplasma en cônes radicaux. Le tout est irrégulier. Les racines de ces filaments aboutissent à des granulations de formes variables, auxquelles l'auteur, sans dire nettement pourquoi, refuse la signification de centrosomes. Ces granulations paraissent représenter les amas sidérophiles de Benda, et les racines des filaments correspondent à des aspects que ce dernier auteur n'a observés que rarement, et qui lui semblaient révéler le trajet même que doivent suivre les cils en s'élevant vers la surface.

Nous ne sommes pas en mesure d'émettre une opinion au sujet des buissons pseudopodiaux de Gurwitsch.

lations basilaires, coexistent avec ces corpuscules profonds, qu'il n'y a d'ailleurs aucune raison d'homologuer avec des centrosomes : L'exemple est aussi typique que possible, mais il va directement à l'encontre des interprétations citées plus haut.

Le centrocil. — Je ne peux dire que quelques mots de cette formation que je n'ai jamais observée jusqu'ici.

Zimmermann (**1894**), dans les canalicules urinaires du Lapin, a rencontré, de loin en loin, des filaments pendant, à la façon d'un cil, dans la cavité du canalicule. Ces filaments sont insérés sur un diplosome, et de ce diplosome part un filament radical qui s'enfonce dans le cytoplasma. En **1898** l'auteur en a retrouvé dans les vésicules séminales. Meves (**1899**) en figure dans le rein larvaire de la Salamandre. Benda (**1901** *a*) annonce qu'il en a vu dans l'épendyme de l'Homme. Pour ceux qui admettent la réalité des centrosomes épithéliaux, le *centrocil*, dont on ne sait pas s'il vibre ou non, est quelque chose comme un organe sensitif de la cellule, homologue des flagelles, développés sur le centrosome dans les spermatocytes des Lépidoptères de Meves (**1897**) et Henneguy (**1898**).

Gurwitsch (**1901** *a*), quoique adversaire de la théorie centrosomatique des granulations basilaires, admet que le diplosome, situé à la base du centrocil, est l'homologue des granulations géminées, placées à la base des bordures vibratiles complètes. La question me semble encore très obscure et je ne possède aucun des éléments qui seraient nécessaires pour la trancher.

En tous cas les idées qu'on se fera sur le centrocil dépendront étroitement de celles qu'on aura dû adopter à l'égard du centrosome épithélial.

C. Etude intrinsèque de la granulation basilaire.

1° La granulation basilaire des cils vibratiles est une formation contingente.

L'énoncé que nous proposons ici rencontrera, de prime abord, peu d'adhérents, car l'opinion inverse est classique aujourd'hui.

Nous trouvons, il est vrai, chez Frenzel (**1892**), sur sa planche IV, la figure 6 qui représente, dans l'intestin de *Toxopneustes*, des cellules sans granulations basilaires. De même pour la figure 11 qui a trait à

Ophioderma. Mais cette observation est sans intérêt, puisque Frenzel opérait le plus possible sur des tissus vivants et non colorés. Une observation plus récente de Studnicka (**1897**) est à peine plus caractéristique. Il représente, dépourvus de granulations, les cils épidermiques d'une larve de Crapaud ; mais il avait employé, comme agent colorant, le carmin, qui n'est pas un réactif spécifique des granulations basilaires. On peut dire qu'il est inutile, au point de vue qui nous occupe, d'interroger les travaux antérieurs à 1898 ; car c'est à partir de cette date seulement que la granulation basilaire a pris de l'importance et que chacun a cherché à la mettre en évidence sur ses préparations.

Quoique Zimmermann (**1898**) ne connût pas l'hypothèse centrosomatique, au moment où il effectuait ses recherches, la méthode d'Heidenhain, par laquelle il décelait à peu près partout les granulations cytoplasmiques sidérophiles, convenait, au même titre, à l'examen des granulations basilaires. On a vu déjà que cet auteur figure un certain nombre de cils vibratiles, privés de leur soi-disant centre cinétique. Ces résultats négatifs sont les premiers dont nous ayons le droit de faire état [1].

Dans le même organe, Henry (**1899**) a également rencontré des

[1] Il est intéressant de montrer ici jusqu'à quel point les vues théoriques sont de nature à embarrasser les naturalistes, quand elles ne se bornent pas à une paraphrase immédiate de faits positifs. Voici comment Prenant (**1899** *a*) apprécie la signification de l'observation rapportée par Zimmermann : Cette observation, dit-il, « rend inacceptable, si elle est vérifiée, l'homologie des granules basaux avec des corpuscules centraux, puisque la cellule ne peut contenir l'appareil corpusculaire central, à la fois sous sa forme primitive et typique et sous sa forme secondaire et dérivée. Il est vrai... qu'on peut supposer que Zimmermann a eu affaire à des cellules où les corpuscules centraux auraient persisté sous leur forme première. » (p. 33). Ainsi donc, dans cette interprétation, les centrosomes épithéliaux sont accusés de n'avoir pas rempli leur devoir à l'égard des cils. Si l'on veut bien se rappeler les définitions théoriques que nous avons formulées au paragraphe A, ci-dessus, on trouvera, dans le langage de Prenant, une adhésion à la théorie α du centrosome et de la granulation basilaire, et même une acceptation du théorème de Lenhossek. Peu après, Prenant (**1899** *b*) n'aurait plus eu le droit de parler ainsi, puisqu'il soutenait la théorie γ, dans laquelle il n'est plus question d'une transformation directe du centrosome dans la granulation basilaire : l'un comme l'autre des « appareils corpusculaires » deviennent des produits quintessentiels qui peuvent prendre naissance n'importe où il existe du kinoplasma. L'interprétation de l'observation de Zimmermann doit alors changer du tout au tout. On dira que « l'appareil corpusculaire centrosomatique » était bien représenté dans les cellules en question, mais que « l'appareil corpusculaire basilaire » ne s'était pas individualisé. Naturellement, si on reconnaît que les diplosomes cytoplasmiques ne sont pas des corpuscules centraux et que les granulations basilaires ne sont pas des organes cinétiques, l'embarras des cytologistes se dissipera.

cils, privés de granulations sidérophiles. *Cf.* ma planche XXV, figure 7 et 10.

Shephard (**1899**) représente, sans granulations, les cils qui constituent les flammes vibratiles des Rotifères. (V. ses figures 7 à 9). Mais son travail ne paraît pas prétendre à une grande exactitude cytologique. Nous en dirons autant du mémoire de Calvet (**1900**) sur les Bryozoaires.

Ce qu'il y a de curieux, c'est que même des auteurs qui n'admettent pas l'origine centrosomatique des granulations basilaires, tels que Studnicka (**1899**) et Gurwitsch (**1901** *a*), considèrent néanmoins ces corpuscules comme constants et essentiels.

Wasielewski et Senn (**1900**) poussent, aussi loin que possible, la complaisance à l'égard de la théorie cinétique des granulations basilaires. Nous avons dit que, pour eux, la granulation basilaire du flagelle, chez les Trypanosomes, est une formation ectoplasmique et qu'ils ont reconnu que ce n'était pas là un centrosome. Toutefois, ailleurs, dans les cellules épithéliales, ils admettent que les granulations basilaires dérivent du centrosome. A toutes ces granulations, centrosomatiques ou non, ils attribuent le même rôle excitateur du mouvement ciliaire.

Un très petit nombre de cytologistes combattent la théorie. Ce sont les adversaires du rôle dynamique du centrosome, et c'est, simplement, comme corollaire de cette première opinion qu'ils expriment la seconde. Nous rappelons leurs noms; ce sont Fischer (**1899**), Eismond (**1900**) et Dangeard (**1901**)[1].

Les partisans de la théorie cinétique des granulations basilaires seraient assez en droit de ne tenir qu'un compte médiocre des critiques des trois auteurs que nous venons de citer. En effet, leur refus d'adhérer à la théorie cinétique n'est pas fondé sur des raisons intrinsèques. Fischer n'accorde à l'hématoxyline ferrique que le rôle d'un colorant mécanique. Il paraît croire que tous les granules d'un

[1] Fischer formule son appréciation sous une forme pittoresque : Dans les granulations basilaires, dit-il, « l'observateur non prévenu ne verrait là rien autre chose que ce qui suit : les cils s'épaississent quelque peu en traversant la pellicule cellulaire (*Cf.* aussi le langage de M. Heidenhain (**1899** *a*), leur substance s'accumule en une granulation qui, naturellement, retient l'hématoxyline ferrique beaucoup plus fortement que les parties délicates des cils. On ne peut rien conclure de plus de la chromaticité des granulations. Il est vrai que ce n'est pas si *piquant* ni si *hautement intéressant* que la théorie du centre cinétique ; mais, c'est beaucoup plus vrai. » (p. 237.)

volume déterminé se décoloreront en même temps : c'est là une erreur. On verra, en parcourant mes préparations, que l'hématoxyline est plus élective que ne le veut Fischer. Le meilleur exemple à citer est celui de la planche XXI, figure 23, *a*, où le réactif en question choisit exclusivement la granulation basilaire de la brosse, sans colorer la granulation supérieure. De même pour les granulations intracytoplasmiques. Il en est de très volumineuses que l'hématoxyline abandonnera très vite, et réciproquement. (*Cf.* pl. XIX, fig. 2). C'est sur ce caractère électif de l'hématoxyline ferrique qu'est fondée toute la théorie d'Heidenhain. Sans doute Heidenhain a été trop loin, mais la réaction que tente Fischer dépasse le but.

A Eismond ou Dangeard on pourrait objecter qu'ils ne fournissent pas de preuve suffisante à l'appui de leur doctrine, quand ils soutiennent que le centrosome n'est pas un centre dynamique. Ces auteurs n'ont d'ailleurs pas cherché à montrer que les diplosomes épithéliaux ne sont pas des corpuscules centraux.

Enfin, quand bien même on accepterait que le centrosome fût un organe inerte, on aurait toujours le droit de regarder la granulation basilaire du cil comme un organe cinétique, aussi longtemps que personne n'aurait, par des raisons plausibles, prouvé directement qu'il n'en est rien.

Ces raisons directes, assez fortes pour triompher des vues théoriques, relatives à la granulation basilaire, nous les trouvons dans celles de nos observations qui montrent : 1° que la granulation basilaire est un organe contingent, et 2° qu'elle n'est pas un organe exclusif de l'appareil vibratile.

Dans cette section *I* de ce paragraphe *C*, nous devons rapporter les observations relatives à la contingence de la granulation basilaire. A cet effet, nous renverrons simplement aux préparations suivantes :

Planche XVI, figures 6 et 7, Chironome larvaire ; planche XIX, figures 15 et 16, palettes natatoires des Cœlentérés ; planche XX, figure 10, épiderme de l'embryon de *Sepia* ; planche XXI, figure 11, épiderme de tentacules palléaux chez le *Pecten* ; planche XXII, figures 8, 9, 13, 16, 21, *b*, et planche XXIII, figures 5, 6, 9, diverses régions chez les Tuniciers ; planche XXIV, figure 4, branchie du Triton larvaire ; même planche, figures 10 et 11 branchies ou queue du Têtard de Grenouille ; planche XXV, figures 7 et 10, épididyme ou canal déférent de la Souris.

D'ailleurs, il n'est pas possible de dire, de la granulation basilaire, que c'est un organe défini, tantôt présent, tantôt absent. Voici des cas où la granulation est extrêmement petite, sans qu'on ait le droit de dire qu'elle manque absolument : planche XXI, figure 6, chez la *Mya* et même planche, figure 21, chez l'*Unio :* planche XXII, figure 1, *b*, *c*, *f*, chez l'*Unio :* planche XXIII, figure 3, chez la *Phallusia*.

Ailleurs, sans être volumineuse, la granulation basilaire est un organite parfaitement défini : planche XXI, figure 2, dans le rectum du *Pecten :* même planche, figure 14, sur l'épithélium palléal, au voisinage de l'organe de Thiele ; même planche, figure 22, chez l'*Unio :* même planche, figure 24, chez l'*Eolis :* planche XXII, figure 22 ou 23, dans l'œsophage de la *Phallusia :* planche XXIII, figure 12, dans l'endostyle du même animal ; planche XXIV, figure 17, *b*, dans l'œsophage du Triton ; planche XXV, figure 2, *b*, sur les régions ciliées du péritoine, chez la Grenouille femelle mûre.

Ailleurs encore, les granulations sont assez grosses : planche XIX, figure 27, dans l'estomac d'*Asterina* ; planche XXI, figure 4, dans le rectum de *Pecten* et même planche, figure 5, sur une partie des cellules du rectum, chez la *Mya :* même planche, figures 17 et 18, sur la branchie de l'*Anodonte* ou de la *Mya ;* même planche, figure 23, *a*, dans l'intestin de la *Doris :* planche XXII, figure 14, dans l'estomac d'*Anurella ;* planche XXIII, figure 13, *c*, dans certaines cellules de l'endostyle chez *Phallusia ;* planche XXIV, figure 6, dans les voies nasales du Triton larvaire, ou figure 9, sur la tête du Têtard de Grenouille, ou figure 15, dans le pharynx du Triton adulte, ou figure 21, dans l'épididyme du même animal ; planche XXV, figure 3, dans l'oviducte de la Grenouille.

Enfin nous mettrons à part les exemples relatifs à des granulations tout à fait volumineuses : planche XXIV, figure 7, dans l'œsophage du Triton larvaire, ou figure 8, dans l'œsophage du Têtard de Grenouille ; planche XXV, figure 6, surtout, dans le rein larvaire de la Salamandre.

Etablir une liste comme celle que nous venons de composer revient encore à montrer combien la granulation basilaire échappe aux lois qui sembleraient devoir régir un organite bien défini : souvent elle manque d'une façon incontestable, souvent encore on est obligé d'y regarder à deux fois, avant d'acquérir le droit de signaler sa pré-

sence ; puis, dans d'autres cas, voilà qu'elle devient énorme, comme cela a lieu pour le dernier exemple que nous ayons rapporté, sans qu'on puisse rendre compte de ce caprice.

Nous allons maintenant envisager un certain nombre de cas spéciaux qui ne rentrent pas dans la conception classique des granulations basilaires.

Les granulations inférieures et les granulations supérieures de la bordure en brosse ciliée. — Rien n'est plus propre à donner une idée complète, du caprice qui règne dans la disposition des granulations basilaires, que l'examen des bordures en brosse ciliées. En effet, quand la paroi cellulaire est unie, pourvue ou non d'une cuticule, où quand la cellule a façonné un plateau spumeux, le cytologiste n'a à compter qu'avec une seule couche de granulations. Mais quand les cils sont implantés sur les bâtonnets d'un plateau strié, très souvent il existe des granulations, à la fois en haut et en bas des bâtonnets. Ces granulations possèdent des caractères variables.

Généralement la granulation inférieure est seule sidérophile, la granulation supérieure se montrant sensible à quelque autre réactif, tel que l'hématoxyline d'Ehrlich (*Cf.* pl. XXI, fig. 23, *c* ; pl. XXIII, fig. 13, *a*).

Pas de granulation supérieure, ou une granulation supérieure non sidérophile : tel est le cas le plus favorable à l'hypothèse centrosomatique des granulations basilaires. En effet, c'est au contact immédiat du cytoplasma non modifié, au bas des bâtonnets du plateau, qu'il paraît le plus naturel de placer un dérivé du centrosome. Ce cas favorable est fréquemment réalisé, mais il ne l'est pas toujours. Voici quelques dérogations à la règle :

Studnicka (**1899**), dans l'intestin d'*Amphioxus*, avec l'hématoxyline ferrique, colore à la fois les deux couches de granulations. (V. sa fig. 14). A mon tour, dans l'endostyle de *Phallusia*, j'obtiens le même résultat avec la safranine, planche XXIII, fig. 13, *c* ; tandis que l'hématoxyline ferrique ne colore guère que la granulation inférieure.

Mais voici deux exemples qui me sont personnels, et sur lesquels j'attire spécialement l'attention. Chez *Anurella*, dans l'œsophage, planche XXII, figures 10 à 12, 22, 23, la granulation supérieure et la granulation inférieure sont l'une et l'autre sidérophiles ; la granu-

lation supérieure est plus nette que l'inférieure; cette dernière est tout à fait inconstante.

Chez le Triton adulte, dans l'œsophage, j'observe des irrégularités plus grandes encore, dont mes figures, et spécialement le dessin exécuté à une échelle double, rendront parfaitement compte (*Cf.* pl. XXIV, fig. 18, *b*). Ici, nous pouvons résumer ce qui se passe, en disant que les deux couches de granulations sont sidérophiles au même titre, qu'elles le sont d'une façon inconstante l'une et l'autre, et que la couche inférieure est plus capricieuse encore que la couche supérieure.

Ainsi donc, les granulations, tant inférieures que supérieures, peuvent exister, soit l'une sans l'autre, soit l'une avec l'autre ; elles peuvent même manquer toutes d'eux. Quand elles existent, les mêmes variations se retrouvent dans leurs caractères histochimiques. Veut-on considérer la granulation inférieure comme seule centrosomatique ? Immédiatement la supérieure réclame ses droits. Veut-on leur donner ce titre à toutes deux ? Non moins impérieusement, une foule de cas se présentent à notre mémoire, dans lesquels la granulation supérieure ne pouvait entrer en ligne de compte. Nous sommes donc en plein arbitraire !

Ce qui accentue encore le caractère fantaisiste des interprétations auxquelles peut donner lieu la granulation basilaire, ce sont des cas du genre de celui que nous avons analysé à propos de l'œsophage du Triton, soit larvaire, soit adulte. (*Cf.* pl. XXIV, fig. 7 et 16). Chez la larve, ce qui correspondrait au centrosome, ce serait un article cylindrique, que, chez l'adulte, nous pouvons décomposer en trois éléments distincts : il se dissocie en un bâtonnet, qui représente l'élément normal d'un plateau strié, et en deux couches de granulations situées aux extrémités de ce bâtonnet. Chez la larve, tout est confondu ; chez l'adulte, les propriétés histochimiques du bâtonnet sont différentes de celles des granulations. Où faut-il, dans ces diverses productions, chercher l'équivalent du centrosome ? Quel sera notre fil d'Ariane, dans ce labyrinthe ? Heureusement il ne tient qu'à nous de nous refuser à nous y engager plus longtemps.

Les Plaques ectoplasmiques. — Il existe des plaques chromatiques qui résultent avec évidence de la fusion des granulations basilaires. Ces plaques ne donnent lieu à aucune difficulté d'interprétation. Exemple : planche XXV, figure 6. Mais, en dehors de ce

cas très simple, il faut considérer, comme autant d'infractions à la règle, les zones chromatiques, plus ou moins définies, qui nous révèlent simplement que l'ectoplasma possède des propriétés histochimiques particulières, sans correspondre pour cela à quelque organe cinétique. Nous ne reviendrons pas sur les cas que nous avons suffisamment caractérisés dans notre lecture des planches : *Cf.* planche XXII, figure 21, *a*, *b*, planche XXIII, figures 4 à 6, figure 9, *b*. Il suffit de mettre en parallèle ces zones ectoplasmiques, sous-jacentes à une bordure vibratile, avec la zone chromatique identique, mais sous-jacente à une simple bordure en brosse, observée chez la larve de Triton, planche XXIV, figure 19 : on reconnaîtra de suite qu'il n'y a pas lieu de leur donner un rôle moteur quelconque.

Chez la Myxicole, une zone ectoplasmique bien limitée dans sa forme, planche XIX, figure 5, coexiste avec des granulations basilaires assez nettes[1]. Ailleurs, une zone toute pareille suppléera à l'absence des granulations : *Cf.* planche XXIII, figure 9, *b*. Ce sont là des particularités qu'il faut noter, sans s'attarder trop longtemps à leur chercher une signification. Mais bien entendu, elles ne rentrent pas plus dans le schéma centrosomatique que n'y rentraient, tout à l'heure, les deux couches de granulations de nos bordures en brosse ciliées.

Plus caractéristiques encore sont les plaques en forme de lancette dont nous avons longuement parlé à propos des Cténophores, planche XIX, figures 19 à 22, ainsi que les plaques inscrites, soit sur un angle dièdre, soit sur une surface conique, que nous avons décrites, chez les Tuniciers, sur le bord des fentes branchiales ou sur le tubercule vibratile, planche XXIII, figures 1 et 2. Nous avons expliqué que, dans des cas de ce genre, la granulation basilaire manquait, et que la plaque chromatique, véritable étalement du cil à la surface de la cellule, n'avait aucun droit à être considérée comme l'équivalent d'un complexe centrosomatique[2].

[1] *Cf.* Studnicka (**1899**), figures 19 et 20.

[2] Eimer (**1880**) avait vu les plaques en lancette chez les Cténophores. Chun (**1880**) en a donné une excellente description ; il ne lui a manqué que de les avoir spécifiquement colorées. (V. sa p. 185 et sa pl. XVI, fig. 31.)

Chez les Tuniciers, Sheldon (**1887**) et Maurice (**1888**) ont figuré des plaques chromatiques, le premier sur les tissus de la *Cynthia*, le second sur ceux de *Fragaroïdes aurantiacum* ; ils n'ont pas mis complètement en évidence les caractères cytologiques de ces formations.

La conclusion qui s'impose à nous, au moment où nous terminons cette première section de notre étude intrinsèque de la granulation basilaire, c'est que la granulation est inconstante et contingente : fréquemment elle fait défaut ; dans ses rapports avec la bordure en brosse ciliée, elle n'obéit à aucune loi précise ; enfin, en son lieu et place, on rencontre souvent des zones ou plaques chromatiques qui constituent des insertions ciliaires d'un type tout différent. Par leur forme, les granulations basilaires paraissaient comparables à des centrosomes : il n'en est plus du tout de même des dernières formations dont nous venons de rappeler les caractères.

2° *La granulation basilaire se rencontre ailleurs qu'au pied des cils vibratiles.*

Si la granulation basilaire peut manquer aux cils qui vibrent ; si des bâtonnets ou cils immobiles peuvent en être pourvus, la théorie cinétique de la granulation basilaire se trouve ruinée.

I. *Cas des bordures en brosse.* — Les granulations basilaires de la bordure en brosse non ciliée sont des formations bien connues[1]. Evidemment, les partisans de la théorie α du centrosome en avaient oublié l'existence. En effet, si les granulations basilaires des cils émanaient du centrosome par un transport de substance, d'où proviendraient les belles granulations de notre planche XV, figure 8, par exemple ? Quant aux partisans de la théorie γ, ils vont en être réduits à nous dire que les granulations des cils vibratiles sont une quintessence du kinoplasma, tandis que celles de la bordure en brosse ne seront rien de pareil. Les premières seront des organes excitateurs de mouvement ; les autres représenteront un simple amas d'une substance inerte. De quel droit établira-t-on ces distinctions subtiles ?

Je ne sais pas si les partisans de la théorie centrosomatique, ou simplement cinétique, de la granulation basilaire, se sont mis résolument en face de cette difficulté. Il faudrait, pour avoir le droit de distinguer, d'une façon absolue, la granulation de la brosse non ciliée

[1] En dehors des auteurs qui ont été nommés au cours de ce paragraphe, consulter, sur les granulations basilaires de la bordure en brosse, Frenzel (1882 et 1885) et Mall (1888).

d'avec celle de la bordure vibratile, établir que la première présente des signes évidents d'infériorité biologique, par rapport à la seconde. On peut chercher les marques de cette infériorité, soit dans les caractères histochimiques, soit dans les caractères morphologiques.

Les granulations basilaires de la bordure en brosse se colorent assez bien par l'hématoxyline ordinaire, par la safranine, par le violet de gentiane, mais à peu près pas par l'hématoxyline d'Heidenhain; les secondes sont le plus souvent sensibles à l'hématoxyline d'Heidenhain, à la safranine, au violet de gentiane, mais pas à l'hématoxyline ordinaire. En quoi l'hématoxyline au fer est-elle un réactif supérieur à l'hématoxyline alunée ? La première colore beaucoup de formations fort peu élevées dans la série des substances biologiques, telles que le ciment interstitiel, ou une foule de granulations de sécrétion.

Nous avions, dans l'intestin larvaire du Chironome, une excellente occasion de nous rendre compte si les granulations basilaires « montaient en grade » au point de vue histochimique, par le fait qu'une bordure en brosse se mettait à porter des cils. J'ai dit, planche XV, figure 8, que le violet de gentiane décelait, au pied des bâtonnets du plateau strié, des granulations inconstantes : ces granulations vont-elles, en vertu de la théorie γ, devenir sidérophiles au moment où les cils apparaîtront ? En aucune façon, les figures 6 et 7 de la planche XVI prouvent que nous avons vainement cherché à mettre ici en évidence la *quintessence sidérophile* du kinoplasma. En revanche, même planche, figure 1, nous avons parfaitemement coloré, grâce à ce réactif soit-disant supérieur, la bordure en brosse elle-même, ou encore des microsomes du cytoplasma.

D'ailleurs les granulations de la bordure en brosse non ciliée sont parfois susceptibles d'être décelées, grâce à l'hématoxyline ferrique. Qu'on se reporte à notre *figure* **4**, A et aux interprétations que nous avons données de l'observation d'Heidenhain. C'est même deux rangs de granulations basilaires que nous trouvons ici, l'une au sommet, l'autre à la base de l'ectoplasma. A son tour Meves (**1899**), représente des granulations sidérophiles à la base du plateau strié, dans le rein de la Salamandre larvaire. Ces granulations sont fort petites et assez inconstantes ; mais elles ne sont pas plus insignifiantes que celles de telle au telle bordure vibratile, par exemple, planche XXI, figure 21 ; à coup sûr, au point de vue où se placent les partisans de la

théorie γ, elles constituent, à cette bordure en brosse, une supériorité sur les bordures vibratiles complètement dépourvues de granulations sidérophiles. (*Cf.* pl. XXI, fig. 11). Des formations plus éloignées encore de la bordure vibratile, telles que des sortes de plateaux spumeux, peuvent aussi présenter, au sommet des parois de leurs alvéoles, des granulations sidérophiles (*Cf.* Studnicka **1899**, figure 17).

Nous pensons qu'il est inutile d'insister d'avantage : la granulation basilaire de la bordure ciliée ne possède aucune supériorité histochimique sur celle de la bordure en brosse. D'ailleurs l'une et l'autre sont quelque chose d'inconstant.

Mais il est un autre point de vue auquel Prenant (**1899** *a*), a cru devoir attacher plus d'importance : c'est le point de vue morphologique. Il dit avoir coloré les granulations basilaires de la brosse, dans les intestins de la Salamandre, par les colorants spécifiques des granulations basilaires des cils, et cela notamment par l'hématoxyline ferrique. Mais, ajoute-t-il, tandisque les granulations des cils vibratiles sont régulières, en forme et en position, « tout paraît au contraire irrégulier dans les granulations du plateau : leur forme est très variable, souvent anguleuse, le granule pouvant se prolonger dans le plateau lui-même, en se continuant avec une des stries de ce plateau ; la taille des granules ne varie pas moins ;..... ; ils sont très distants les uns des autres en de certains points, très rapprochés ailleurs, jusqu'à paraître confondus en une barre continue. D'après ce qui précède, les granules du plateau strié seraient les équivalents des corpuscules basaux des bordures vibratiles et par suite représenteraient, comme ces derniers, des corpuscules centraux modifiés ? » (p. 33). Nous savons déjà que cette irrégularité paraît à l'auteur la caractéristique de phénomènes régressifs : il y voit la preuve que la bordure en brosse est un appareil *nécrosé*.

Il est bien certain que les granulations irrégulières dont parle Prenant ont, au point de vue cytologique, une signification moindre que les beaux corpuscules ovalaires de telle bordure vibratile. (*Cf.* pl. XXI, fig. 23, *a*). J'ai moi-même revu parfois les granulations irrégulières de Prenant : *Cf.* planche XVI, figure 1, *a*; planche XXIV, figure 19, *b*, figure 20; planche XXV, figure 5. Mais deux remarques essentielles viennent effacer la portée de l'observation que l'auteur nous présente. En premier lieu, il y a des bordures en

brosse dont les granulations sont d'une parfaite netteté : témoin les granulations de la planche XV, figure 8. En second lieu, au pied de certains cils, on peut trouver des granulations tout aussi irrégulières que celles dont parle Prenant : *Cf.* planche XXI, figure 10. Même les granulations considérables des cils vibratiles du rein, chez la larve de Salamandre, forment un magma qui n'a rien de régulier *Cf.* planche XXV, figure 6.

En réalité, les granulations irrégulières de Prenant ne sont pas du tout des corpuscules définis: ce sont des microsomes, ou des précipités, à la formation desquels les réactifs ne sont peut-être pas étrangers. Du moins pouvons-nous l'affirmer dans le cas du Chironome, représenté planche XVI, figure 1, *a*. La comparaison du dessin *a* avec le dessin *b* ne laisse guère de doute à ce sujet. *Cf.* aussi, même planche, les dessins 4, *b* et 4, *c*. Si l'on veut bien jeter un nouveau coup d'œil sur la figure 10 de la planche XXI, on s'assurera qu'il en est tout-à-fait de même : les susdits microsomes, plus ou moins artificiels, n'ont même pas de relations précises avec les cils vibratiles, puisqu'ils se retrouvent sur les portions non ciliées. D'ailleurs, sur la figure 11, qui correspond à une fixation plus parfaite, produite par le liquide de Zenker, il n'y a rien de pareil, ni au pied des cils, ni ailleurs.

Quand il existe vraiment des granulations, à la base des bordures en brosse, elles sont tout aussi régulières que celles des cils. C'est ainsi que plusieurs auteurs les ont représentées ou décrites : *Cf.* Nicolas (**1891**), Bolsius (**1891**), Légaillon (**1899**).—Bizzozéro (**1893**), ainsi que le rappelle Prenant lui-même, va encore plus loin : sur l'épithélium intestinal du *Petromizon*, épithélium qui est recouvert d'un plateau strié, mais qui ne porte pas de cils, il figure, en place des granulations, une rangée de petits ménisques plans convexes : c'est là, évidemment, une formation parfaitement définie au point de vue morphologique, et même beaucoup plus définie que les granulations basilaires d'une foule de bordures vibratiles.

Nous venons de conclure que les granulations des bordures en brosse ne présentent, en fait, aucun caractère nécrotique, par rapport à celles des cils vibratiles, pas plus d'ailleurs que le plateau strié n'est quelque organe régressif dérivé de la bordure ciliaire (*Cf.* le chap. I). Mais, avant de quitter ce sujet, nous voudrions demander à Prenant à laquelle des théories du centrosome correspond son lan-

gage. Nous avons vu, un peu plus haut, en examinant la granulation de la brosse comparativement avec celle des cils, au point de vue histochimique, qu'un parallèle de ce genre ne pouvait être essayé que dans la théorie γ, et que d'ailleurs la théorie α n'avait point de sens ici. Or si nous restons sur ce terrain de la théorie γ, nous allons être obligés de considérer les granulations, soit disant dégénérées, de la bordure en brosse, comme étant une *quintessence, conservée par hérédité*, puis *devenue nécrotique*. Vraiment, ces interprétations se comprennent-elles ? Si la granulation est un produit quintessentiel, quand il n'y aura plus de quintessence, il n'y aura plus de granulation, et voila tout. Mais il y a de fort belles granulations au pied de certaines formations non mobiles : donc la granulation n'est pas la quintessence d'un kinoplasma.

II. *Cas des cils immobiles.*—On trouve, dans le règne animal, un certain nombre de cils immobiles : j'en ai décrit et figuré. En quoi diffèrent-ils des autres, au point de vue de la granulation basilaire ?

Combien ne serait-il pas avantageux, pour la théorie, que les cils vibratiles eussent, précisément, en plus que leurs confrères, inertes ou simplement sensitifs, une belle granulation centrosomatique ! Malheureusement il n'en est rien. Si nous avons pu figurer des cils vibratiles privés de cet appareil soi-disant essentiel, nous verrons des cils immobiles qui en sont généreusement pourvus.

Fürst (**1900**) décrit les cellules en pinceau de la ligne latérale des Poissons, ainsi que ceux de la *Crista* et de la *Macula acustica* chez les larves de Salamandre. Il nous montre des cils roides implantés sur une *plaque chromatique* et envoyant dans la cellule un cône radical. Il lui semble que ces cellules n'ont pas entièrement perdu leur type vibratile. Comme nous avons prouvé que le *type vibratile* ne comporte, obligatoirement, ni des insertions chromatiques, ni des racines, il est plus simple de dire que ces cellules possèdent des cils tout pareils à des cils vibratiles, à la vibration près, et d'en conclure que les granulations basilaires chromatiques ne sont pas plus exclusivement réservées aux cils vibratiles qu'elles ne leur sont essentielles.

Mais on va nous dire que les granulations jouent ici un rôle sensitif. Ce serait possible, mais cela n'impliquerait pas que chez les cellules vibratiles elles jouassent un rôle moteur !

Nous avons figuré ici deux sortes de cellules sensitives : celles de

l'organe de Thiele et celle des tentacules palléaux, les unes et les autres examinées chez le *Pecten* [1].

Thiele décrit, comme immobiles, les cils de l'organe qui porte son nom ; c'est ainsi que nous les avons vus nous-mêmes. Or, ils sont insérés sur de magnifiques granulations et se prolongent par des racines non moins évidentes. (*Cf.* pl. XXI, fig. 12, 13.)

Quant aux cils des organes sensitifs des tentacules palléaux, chez le *Pecten*, ils terminent chacun une cellule filiforme. Il n'y a pas de granulation basilaire à la place habituelle, mais j'ai découvert, à une petite profondeur en-dessous de la cuticule commune, des bâtonnets chromatiques épaissis, très remarquables. Il est certain qu'il y a là quelque différenciation, en rapport avec la transmission de la sensation. Mais il n'y a aucun motif valable pour assimiler ces bâtonnets à des granulations basilaires, auxquelles ils ne ressemblent pas du tout. Les cils de ces organes ont été vus immobiles par Flemming. J'ai dit que je les avais rencontrés le plus souvent immobiles, mais parfois en vibration. Il est d'autant moins permis d'attribuer, aux bâtonnets chromatophiles, un rôle moteur que, tout à côté, sur le même épithélium, les cils vibratiles ne possèdent pas de granulations basilaires. (*Cf.* pl. XXI, fig. 10 et 11.)

Sur la même planche XXI, on verra représentés des cils immobiles qui, eux, n'ont rien de particulièrement sensitif. Ce sont les cils qui, en s'intriquant, réunissent les filaments branchiaux du *Pecten*. (*Cf.* fig. 15.) Ils ont de belles granulations basilaires. Si, d'aventure, on nous dit que c'est parce que, dans leur jeunesse, ils ont vibré, je renverrai de nouveau à la figure 11, où les cils vibrent, sans posséder de granulations.

Ainsi donc, nous venons d'établir que la granulation basilaire se retrouvait chez les cils immobiles et qu'elle n'était pas en rapport avec le caractère sensitif que ces cils immobiles peuvent présenter. Nous allons maintenant rappeler que les cils immobiles peuvent être, tout comme les cils vibratiles, privés de granulation basilaire. Nous verrons par là que la granulation basilaire, remarquable par sa contingence chez les cils vibratiles, ainsi qu'au pied des bâtonnets

[1] Pour l'organe de Thiele, consulter Thiele (**1889**), et pour les cellules sensitives du manteau des Mollusques, Flemming (**1869**, **1870**, **1872**, **1883**), Bela Haller (**1883**) qui n'a pas fait d'histologie, Apathy (**1885** et **1887**), Rawitz (**1890**).

de la bordure en brosse, n'est pas moins inconstante chez les cils immobiles. De la sorte, il apparaîtra, avec une parfaite évidence, que, dans ces appareils si divers, les granulations basilaires sont des formations du même ordre.

A cet effet, nous n'avons qu'à renvoyer à la planche XVI, figures 8, 11, 13, relative au Chironome larvaire, où, entre parenthèse, les cils sont très chromatiques, tout comme les cils vibratiles des figures 6 et 7. Qu'on veuille bien se reporter aussi à notre planche XXIII, figure 14, relative aux cils géants de l'endostyle, chez *Phallusia*. Chez *Ciona* (fig. 15), l'hématoxyline au fer ne décèle aucune granulation ; en revanche, l'hématoxyline d'Ehrlich colore un petit magma, qui occupe l'intérieur du cône de soulèvement de la pellicule cellulaire.

Idée générale du chapitre II. — En résumé, les cils n'ont besoin, pour vibrer, ni de racines ciliaires, ni de granulations basilaires. Il leur suffit d'être en relation immédiate avec le cytoplasma.

L'appareil vibratile, ainsi que l'a montré notre chapitre I, ne comporte pas d'articles basilaires successifs : ces articles, quand ils sont représentés, appartiennent à l'appareil pariétal protecteur. Le chapitre II nous prouve qu'il ne comporte pas davantage de différenciations intracytoplasmiques morphologiquement définies.

Le cil est une émanation du cytoplasma sensible et contractile. Il est lui-même, à un haut degré, sensible et contractile. C'est lui, pour reprendre le mot des partisans de la théorie γ, qui est, au point de vue dynamique, la quintessence du cytoplasma. Les appareils intracellulaires, dans lesquels on a voulu chercher cette quintessence, quand on en a fait à tort des organes annexes de l'appareil ciliaire, sont quelque chose de tout différent.

Les racines ciliaires, comme ce qu'on a appelé le protoplasma supérieur, sont des portions, régularisées, et parfois épaissies, du réticulum général. Comme telles, elles joueront, suivant les cas, tous les rôles que le reticulum lui-même est capable de remplir, quand il n'est ni régularisé, ni épaissi en filaments. Dans chaque cas concret, il y aurait lieu de chercher à découvrir quelle est cette fonction précise. Nous en dirons tout autant des granulations, petits amas de substances très variables, chimiquement différenciées.

Ici peut-être, les fibrilles intracytoplasmiques, ou les granulations,

seront des organes de renforcement purement passifs ; ailleurs elles témoigneront d'un métabolisme intense; ailleurs encore, les premières, comme lignes de force, les secondes, comme points morts, seront l'expression visible du travail qui s'accomplit au sein de l'énergide biologique. Sans doute, l'étude de l'énergide a déjà été poussée assez loin par les cytologistes dans ces différentes directions, mais les théories des racines ciliaires et des granulations basilaires, telles que nous les avons critiquées dans ce chapitre, n'ont point apporté à cette recherche un complément, d'une valeur positive : elles auraient plutôt été de nature à nous détourner des véritables solutions. En effet, en imposant arbitrairement, à ces formations, des fonctions définies d'une façon trop simpliste et trop étroite, ces théories nous faisaient perdre de vue l'étude nécessaire, à savoir celle de l'équilibre dynamique et chimique de la cellule.

Sans doute, quand il s'agit de connaître les structures histo-chimiques, les moyens d'investigation, dont nous disposons actuellement, sont trop grossiers ; d'ailleurs, tout procédé purement analytique est frappé d'une impuissance fondamentale. Par cette voie, uniquement destructive de la substance spécifique qui travaille, nous faisons évanouir l'être mystérieux, sans pénétrer le mystère de cet être [1].

En outre de l'étude histo-chimique, qui représente la recherche analytique, il faut s'attacher à l'étude des attributs dynamiques, c'est-à-dire à celle des propriétés spécifiques de l'être qui vit sous nos yeux.

L'étude analytique nous laisse, jusqu'à présent, tout ignorer de l'appareil vibratile, parce qu'elle nous laisse tout ignorer au sujet des activités du cytoplasma qui lui a donné naissance.

[1] C'est de la même façon que les chimistes ne connaissent pas un corps chimique, quand ils l'ont dissocié en ses éléments formateurs. Ils expriment, graphiquement, cette idée (hautement scientifique), que l'être est autre chose que la somme de ses composants, quand ils écrivent l'eau, par exemple, H^2O, et non pas $2\,H + O$. Ils savent parfaitement que

$$2\,H + O = H^2O$$

n'est pas une formule qui exprime une équation véritable. Non, seulement il faut encore y faire entrer le nombre de calories mises en liberté ou dépensées, au cours de la réaction, et écrire

$$2\,H + O = H^2O + n\,C$$

ce qui est, du moins, exact au point de vue énergétique ; mais il faut encore tenir compte des propriétés des corps en présence, tant au début qu'à la fin de l'expérience, et ces propriétés ne peuvent se formuler. Le symbole H^2O, considéré comme différent de $2\,H + O$, *implique* l'existence de ces propriétés. C'est à nous, ensuite, à chercher à les connaître, par l'observation directe de l'être H^2O.

Nous devons, en biologie, agir de même.

Dans le chapitre suivant, nous chercherons à en savoir un peu plus long, sur la nature des fonctions que sait accomplir un simple cil vibratile, guidé par l'être dont il fait partie, en qualité d'appendice mécaniquement actif.

CHAPITRE III

L'APPAREIL VIBRATILE DANS SON FONCTIONNEMENT BIOLOGIQUE

Dans le chapitre I, nous avons étudié la paroi libre de la cellule, différenciée pour protéger cette cellule et faciliter, en même temps, les échanges qu'elle effectue avec le milieu extérieur.

Dans le chapitre II, nous avons fait remarquer que l'appareil vibratile n'a, pour fonctionner, qu'à se superposer aux structures précédemment décrites, quand cela est possible, et quand le cytoplasma se trouve dans des conditions telles, que les cils doivent être émis à l'extérieur. Ces conditions sont, d'ailleurs, entièrement inconnues.

Le présent chapitre va être consacré au mode de fonctionnement du cil vibratile.

Le mouvement ciliaire, en tant que les agents physiques et chimiques sont de nature à l'influencer dans un sens ou dans l'autre, a fait l'objet de nombreux travaux, dont il ne sera pas fait mention ici. Nous nous proposons uniquement de chercher la réponse à la question que voici :

Etant donné que le mouvement du cil dérive évidemment des propriétés du cytoplasma, lesquelles propriétés sont, non moins évidemment, conditionnées à chaque instant par les relations qui existent entre l'élément biologique et le milieu ambiant, doit-on admettre que le cytoplasma *dirige ce mouvement*, comme nous dirigeons les mouvements de nos membres, ou bien la direction des vibrations dépend-elle des réactions de surface, effectuées entre le cil et le milieu ambiant ? Autrement dit : les particularités du mouvement ciliaire sont-elles l'effet d'une coordination, ou échappent elles à toute action centrale — consciente ou inconsciente, peu importe — de l'être biologique ?

En groupant les travaux dans lesquels on a cherché à élucider cette question, nous nous apercevons qu'ils forment deux catégories.

La tendance des premiers auteurs a été de répondre par l'affirmative. Les biologistes récents concluent, presque tous et d'une façon très nette, par la négative. Pris dans leur ensemble, les premiers doivent davantage à l'expérience ; les seconds attendent souvent un grand secours des théories biologiques et même cosmologiques. Mon opinion très arrêtée est que l'expérience immédiate doit être, dans cette question, notre seul guide. En conséquence, dans les pages qui vont suivre, je m'efforcerai d'oublier que des préoccupations philosophiques ont pu intervenir dans un problème si positif.

Le premier paragraphe sera consacré à l'historique de la question, le second, à l'exposé de mes recherches personnelles.

§ I. — Historique de la question.

Il sera très utile, tout d'abord, de nous renseigner, sommairement, sur le mode d'apparition des cils.

Sans doute, un cil apparaît en vertu de causes immédiates définies. Nous ne les connaîtrions, d'une façon approchée, que si nos idées sur les propriétés du cytoplasma étaient plus avancées. D'ici là, il nous serait loisible de parler d'une diminution de la tension superficielle, d'une augmentation de la turgescence, provoquant une croissance rapide du *stéréoplasma* dans une direction déterminée. Mais, comme toutes les explications de ce genre, suffisantes à la rigueur pour rendre compte de l'apparition d'un pseudopode d'Amibe, sont radicalement impuissantes lorsqu'il s'agit d'un cil vibratile parfait, nous serons obligés de n'en faire aucun cas. Ce dont nous nous occuperons ici, c'est de savoir s'il a été possible de constater l'intervention de la coordination biologique, dans l'apparition des cils.

A. L'activité de l'être et la confection de l'appareil ciliaire.

On sait que les cils vibratiles dérivent, phylogénétiquement, des pseudopodes, par des perfectionnements mystérieux dans la structure et les propriétés du cytoplasma. Nous ne nous arrêtons pas ici

sur cette question, que nous avons traitée ailleurs [1]. Nous n'avons à rechercher que le mode d'apparition actuel d'un appareil vibratile.

L'action centrale de l'être est évidente, quand une larve développe, non pas seulement une couche continue de cils vibratiles, mais une ou plusieurs couronnes ciliées, à des places spécifiquement déterminées. *Cf.* la larve trochophore d'*Eupomatus*, *figure* **6**. Cette action est tout aussi évidente que lorsque tel Articulé développe ses membres dans un certain ordre et dans une certaine forme.

Il se pourrait cependant que nous fussions blasés sur ce qu'il y a de merveilleux, à voir tout simplement un être se développer suivant son type. Il est d'ailleurs plus intéressant encore de rappeler comment les Tentaculifères, qui, à l'état jeune, possédaient une couronne ciliaire spécifique, qui, un peu plus tard, avaient perdu cette couronne, pour acquérir une tige de fixation et des pseudopodes suceurs, sont capables, étant adultes, de rentrer leur pied et leurs suçoirs pour développer une bordure vibratile nouvelle. Or ces transformations s'opèrent sous une *influence biologique centrale*. Je veux dire que, quel que soit le stimulus premier, plus ou moins difficile à préciser, il se fait, dans ces êtres monocellulaires, une transformation de ce stimulus. Par suite d'une excitation biologique motrice, qu'il serait peut-être abusif d'appeler centrifuge, puis qu'il n'y a pas de centre nerveux morphologiquement constitué, *mais qui agit, physiologiquement, comme si elle était centrifuge*, le cytoplasma, dans un emplacement spécifique, faconne une bordure vibratile. Chaque cil se développe alors à la façon du flagelle, sur la zoospore d'*Ulothrix*, par exemple. (*Cf.* Maupas **1876** *a*).

La première observation a été faite par Stein (**1859**), sur *Sphærophrya* ; Engelmann (**1862**) l'a répétée chez un Acinétinien appartenant au même genre : l'Infusoire redevint cilié après avoir achevé un repas ; Maupas (**1876** *b*) constata le fait chez *Podophrya fixa*, après une période de jeûne. Une vingtaine de minutes sont nécessaires pour la transformation totale, de même que pour la transformation inverse, qui a pour effet la rentrée des cils et la confection nouvelle du pied et des suçoirs. R. Hertwig (**1876**) a contrôlé ces descriptions remarquables sur *Podophrya gemmipara*. Plate (**1886**) constata la même transformation chez *Dendrocometes*, un Acinétinien parasite de

[1] *Cf.* ma *Causerie* de **1900**, sur les cils vibratiles, p. 38-40.

Gammarus pulex, après que l'hôte eût abandonné sa cuticule dans une mue et eût ainsi obligé le parasite à changer de demeure. PLATE (**1888**) revit la chose chez *Asellicola digitata*, parasite sur les feuillets branchiaux d'*Asellus aquaticus* (V. sa p. 152). Enfin SAND (**1901**) confirma les découvertes de ses prédécesseurs (p. 97.)

Mais ce n'est pas encore tout : nous avons laissé pour la fin une observation de BÜTSCHLI (**1877**), précisée par lui-même (**1887-1889**) pages 1912-1913. Non seulement les Tentaculifères adultes sont, de la sorte, capables de se confectionner, à volonté, une zone ciliée (en apparence, aussi facilement qu'un Escargot sort ses tentacules) ; non seulement, lorsqu'un Tentaculifère se reproduit par une spore, cette zoospore constitue son appareil ciliaire, à la façon de toutes les larves pourvues de cils : mais encore, entre ces deux phénomènes, dont le premier est du ressort des mouvements volontaires et le second du ressort des arrangements moléculaires inconscients accomplis pendant l'ontogénèse, il existe un terme intermédiaire. En effet, un Tentaculifère adulte est capable de se rajeunir, en se débarrassant d'une partie de sa substance ; à ce moment, il déploie, lui aussi, une couronne ciliaire. Ce n'est pas là un phénomène de reproduction, puisque, après comme avant, il n'y a qu'un être et que la totalité du noyau est employée ; ce n'est pas non plus un phénomène, identique au processus qui intervient quand le Tentaculifère adulte développe simplement un appareil ciliaire sans rien perdre de sa substance : c'est, réellement, un processus intermédiaire, qu'on a considéré comme un retour à l'état embryonnaire [1].

Personne ne nie que les mouvements, *quand ils ont les caractères des mouvements volontaires dont sont capables les êtres supérieurs*, ne soient sous la dépendance d'une coordination. Ici, il en est évidemment ainsi, au même titre, des trois sortes de processus que nous venons de rappeler : puisque ces processus forment les termes d'une série homogène. Nous sommes prévenus qu'un être parcourt le cycle de son ontogénèse, en vertu d'une force, pareille à

[1] Voici la phrase de BÜTSCHLI, page 1913 : « BÜTSCHLI vit, une fois, un *Dendrocometes paradoxus* se transformer en entier en une zoospore. Ce processus très intéressant s'accomplit, chez le *Dendrocometes* (lequel forme ses spores par la voie endogène), de la façon même dont les spores se constituent, avec cette différence, que le macronucléus ne se partage pas et passe tout entier dans la spore ; cette dernière ne laisse derrière elle, lorsqu'elle s'échappe au dehors, que la plaque de fixation et une petite vésicule ratatinée, avec quelques résidus granuleux. Probablement la vésicule est la pellicule recroquevillée. »

celle qu'il déploie lorsqu'il meut, à volonté, ses membres achevés.

Si nous voyons ensuite, dans des êtres bien différents, le péritoine de la Grenouille femelle adulte devenir cilié au moment de la maturité ovarique, nous ne nous dissimulerons pas qu'une excitation a pu être exercée directement par le liquide péritonéal sur l'épithélium. Mais, comme cette action serait égale sur toutes les portions du péritoine et que ce dernier ne devient cilié que sur un certain nombre de trajets cellulaires, comme d'autre part la ciliation s'accompagne d'une prolifération des éléments biologiques et du développement d'un plateau, il sera naturel de conclure à une action coordonnée, plutôt qu'à une irritation superficielle immédiate. (*Cf.* pl. XXV, 1 et 2). Pour l'historique, consulter surtout Neumann (**1875**) et Morau (**1891**); ce dernier a étendu l'observation aux Mammifères.

B. Les travaux en faveur de la coordination des mouvements vibratiles.

Unger (**1843**) parle des mouvements, volontaires en apparence, qu'exécutent les spores de *Vaucheria*. Perty (**1852**) estime que les mouvements des Protistes dénotent des sensations obscures et sont la réponse à ces sensations. Cienkowski (**1865**) nous montre un Zoosporé, *Colpodella pugnax*, piquant un *Chlamydomonas*, suçant sa chlorophylle, puis se retirant, une fois le repas fini. On voudra bien observer qu'il y a ici, forcément, une corrélation des mouvements, le fait que le repas soit terminé ne pouvant pas agir par une action de surface sur le flagelle de la Monade pour le faire vibrer. Or, ceux qui refusent d'admettre que l'être soit capable de donner des ordres à son flagelle, doivent pouvoir nous montrer une action immédiate exercée par le milieu sur le flagelle lui-même.

Balbiani (**1873**) analyse les vibrations des deux couronnes ciliaires d'un Infusoire, *Didinium nasutum*. L'Infusoire est capable : 1° d'avancer en faisant vibrer simultanément les cils des deux couronnes vers l'arrière ; 2° de reculer en les faisant battre vers l'avant ; 3° de faire agir les cils des deux couronnes en sens inverse, de façon à produire un mouvement hélicoïdal. L'auteur ne doute pas que l'animal ne dirige ses mouvements, en vertu d'ordres précis envoyés aux cils par le cytoplasma. Il semble en effet qu'aucun stéréotropisme ne puisse déterminer les mouvements des couronnes.

Cependant l'observation n'est pas d'une précision absolue à cet égard.

Engelmann (**1876-1879**), lequel est partisan de l'*automatie* du cytoplasma, pense qu'il y a vu des Zoospores de Vorticelles poursuivre volontairement de grosses Vorticelles qui avaient rompu leur pédoncule. Je ne vois là aucune preuve d'une coordination, car la fuite de la grosse Vorticelle détermine, dans le milieu liquide, des changements qui peuvent fort bien retentir directement sur les flagelles. L'auteur, en revanche, a raison de faire remarquer avec quelle agilité les Infusoires Hypotrichides se promènent sur les Algues ou sur les fonds inégaux. En effet, si nous refusons à ces animaux le pouvoir de mouvoir leurs cirrhes ventraux comme un être articulé remue ses membres, si nous ne faisons intervenir que des *réactions de surface*, nous pouvons être certain que les cirrhes vibreront en désordre et que l'animal tombera, de côtés et d'autres, de la façon la plus ridicule. Nous n'aurons même pas le droit d'alléguer qu'un stimulus, s'exerçant sur un cirrhe, provoque mécaniquement la vibration des autres, car il n'y a pas là de succession nécessaire dans les mouvements des cils. Il faut que chaque cirrhe modifie son mouvement suivant les circonstances. L'Infusoire court, sans métaphore, et la coordination nécessaire est d'autant plus difficile à réaliser que le nombre des cirrhes à mouvoir est plus grand.

Foster (**1881**) est de l'avis d'Engelmann. Maupas (**1883**), chez *Actinotricha saltans* et *Holosticha Lacazei*, a vu parfois les membranelles s'arrêter. Mais le fait ne prouve rien en faveur de la coordination de leur mouvement. Bütschli (**1882-1889**) insiste, page 851, sur ce que les flagelles sont contractiles par eux-mêmes, ce qui n'est pas en question ici ; page 850 il signale des variations de rythme ou des arrêts, ce qui est sans signification biologique. Il en est de même du fait que le flagelle soit capable de limiter sa vibration à sa pointe. Page 1791 il spécifie que les cils reçoivent du protoplasma leurs ordres de mouvement, mais sans donner à l'appui de son affirmation une démonstration qui lui soit personnelle. Page 1787, il parle des actions réflexes qui s'exercent chez les Infusoires, sans toutefois se prononcer sur la psychologie de ces êtres. Eimer (**1888**) admire l'agilité des Infusoires Hypotriches. Géza Entz (**1888**) accorde aux Protistes des sensations, et par suite des réflexes, comme Perty. Plate (**1888**) attribue aux zoospores d'*Asellicola digitata* (cet Acinélinien chez lequel il a signalé le retour volontaire à l'état cilié), le pouvoir de

choisir le point du feuillet branchial de l'*Asellus*, sur lequel il leur sera bon de se fixer (p. 144). Il termine sa description par la phrase suivante : « Ces manières de faire, visiblement intentionnelles, si remarquables de la part d'un organisme très inférieur, ne peuvent pas recevoir une interprétation purement mécanique » (p. 145). Henneguy (**1896**) se place au même point de vue qu'Eimer (V. sa p. 259). Florentin (**1898**) partage l'opinion des auteurs qui précèdent. Il décrit les évolutions d'un Infusoire Hypotriche, parasite des Phascolosomes, le *Cryptochilum Cuenoti*. En outre, il parle des contractions du corps, mais n'indique aucune observation, démontrant qu'il y ait une coordination entre les vibrations des cils et les contractions des myofibrilles. Plenge (**1899**) ne nous apprend pas grand chose de nouveau, au point de vue qui nous occupe. On retirera cependant au moins une impression favorable à notre thèse, en lisant sa description relative aux allures des spores chez les Myxomycètes : la spore, immobile, accollée à une paroi de verre, tient son flagelle tendu et en incline doucement la pointe en tous sens. Puis elle se met à nager, tantôt en faisant exécuter à la pointe seule le mouvement conique caractéristique, tantôt en donnant de brusques secousses avec l'ensemble du flagelle. Sergi (**1899**) nous parle de l'*automatie* de la matière vivante, dans des phrases plutôt obscures, et que nous n'avons d'ailleurs pas à utiliser ici. R. Hertwig (**1899**) attribue aux *Actinosphærium* la faculté de jeûner volontairement, en cessant d'attaquer les Infusoires quand ils se trouvent dans un état physiologique voisin, sans doute, de l'embarras gastrique. (V. mon analyse dans l'*Année biologique*). Son observation est à rapprocher de celles de Cienkowski (**1865**). L'intervention des réflexes paraît ici indispensable. Je rapporte cette observation, quoique il n'y soit pas question des cils vibratiles, parce que, si l'on démontre, chez un Protiste quelconque, la possibilité d'une coordination motrice, la démonstration sera, théoriquement, valable pour les autres.

Voici maintenant quelques rares observations, relatives à des Métazoaires.

Rang (**1828**) a observé la natation d'un Cténophore lobé, l'*Ocyroë*. Normalement, les lobes sont rabattus. Quand l'animal se trouve près de la surface, il peut les étendre et avancer avec un de ses lobes dirigé vers l'avant, l'autre vers l'arrière. Puisque, normalement, les

palettes des Cténophores battent, sur toutes les côtes, en sens inverse de la bouche, il faudra, dans le cas de l'*Ocyroë*, ou bien que les palettes d'un des lobes s'arrêtent, ou bien qu'elles battent à contre sens. Comme il ne peut pas s'agir ici d'actions de surface, il faut que l'activité centrale de l'être intervienne. D'ailleurs Eimer (**1880**) a, chez les Cténophores, reconnu l'existence de vibrations volontaires, placées, certainement, sous la dépendance du système nerveux. Il est indispensable, pour que l'animal conserve son équilibre et puisse réagir, sous l'impulsion des stimuli qui parviennent à l'otocyste, que l'organe central soit capable d'influer sur le rythme des vibrations de chaque côte ciliée. Chun (**1878**) était déjà de cet avis; en (**1880**), il a parfaitement vu des Cténophores faire vibrer leurs palettes à contre-temps.

Parker (**1896**) a fait, sur une Actinie, le *Metridium*, des observations d'un grand intérêt, d'où il résulte que l'animal est capable de changer le sens de la vibration, dans certaines parties du corps, sous des influences réflexes. Je reparlerai de ces expériences, à propos de celles que j'ai moi-même instituées sur la *Sagartia*.

Chez les animaux supérieurs, il est classique que le mouvement ciliaire est indépendant du système nerveux; les poisons nerveux et musculaires n'agissent pas sur les cils [1]. On voudra sans doute en conclure que, chez eux, le mouvement ciliaire échappe à toute coordination biologique. Tel n'est pas du tout mon avis, ainsi qu'on le verra plus loin.

Comme on admet que les cils des animaux supérieurs sont comme de petits pendules, montés pour battre aussi longtemps que le cytoplasma leur fournit de l'énergie, et cela indéfiniment dans le même plan et le même sens, il est intéressant de rappeler les quelques observations dans lesquelles, à défaut de changement dans le plan, il a été constaté des changements de sens. Purkinje et Valentin (**1835**) ont observé des changements de ce genre sur les branchies des Mollusques. De même Engelmann (**1879**). Quant à Schwalbe (**1869**), sur les bords des fentes branchiales d'une larve d'Ascidie, *Perophora*, il a vu les cils s'arrêter brusquement, sous l'action de légères secousses. Nous ne verrons pas ici un effet nécessaire de la coordination biologique.

[1] *Cf.* par exemple, Valentin (**1842**), Schiff (**1858-1859**), Chamil (**1881**), Bergh (**1894**).

Engelmann (**1898**) ne nous apprend rien de nouveau au point de vue de la question qui nous occupe.

En résumé, parmi les observations rapportées dans ces paragraphes A et B, nous devons mettre hors de pair les descriptions qui nous ont été données relativement à l'apparition des cils chez les Tentaculifères. Puis nous devons faire état, principalement, des mouvements coordonnés dont sont capables les Infusoires Hypotrichides, ainsi que des expériences de Parker sur le *Metridium*. Celles de R. Hertwig relatives au jeûne volontaire des *Actinosphærium* sont aussi d'un grand intérêt, quoiqu'il ne s'agisse pas ici d'un mouvement vibratile.

Analyse et critique des mémoires hostiles à la coordination.

Verworn (**1889**) a entrepris une étude en règle des phénomènes de psycho-physiologie qui peuvent exister chez les Protistes. Voici quelles sont ses principales conclusions : 1° Les Protistes exécutent des mouvements spontanés. Ces mouvements sont impulsifs et automatiques ; 2° Ils répondent aux stimuli par des réflexes ; 3° Les expériences de mérotomie (*Cf.* Balbiani **1888**) prouvent qu'ils n'ont pas de centre nerveux morphologiquement constitué. Les fragments d'Infusoires ciliés exécutent en effet, pendant quelque temps, les mêmes mouvements que lorsque l'être était intact : 4° Ces expériences de mérotomie prouvent qu'il n'existe pas de subordination entre les molécules : par suite il n'y a pas de représentation du *moi* pour l'Infusoire : *en conséquence, l'Infusoire n'est pas conscient :* 5° L'observation des animaux intacts conduit au même résultat. En effet chaque forme ne possède que certains mouvements caractéristiques. Les Infusoires ciliés peuvent en exécuter deux, trois ou quatre, mais (*a*) « si ces mouvements étaient volontaires, provenant de phénomènes de conscience, il faudrait s'attendre à voir les Protistes les modifier, au moins quelque peu, suivant les circonstances, ou bien, en dehors de ces mouvements, on en observerait quelque autre, puisque les conditions extérieures sont susceptibles de varier si profondément » (p. 141) ; 6° On est donc obligé de conclure à l'absence de toute *coordination* chez les Protistes. (*b*) « *Chaque particule protoplasmique est un centre indépendant pour le mouvement*

qu'elle exécute, c'est-à-dire que chaque unité de mouvement est l'expression des processus qui s'exercent dans la molécule protoplasmique correspondante; le mouvement total d'un Protiste n'est rien autre chose que la *somme* d'un grand nombre de mouvements élémentaires » (p. 183).

Voici donc quelles sont les idées de l'auteur : le cytoplasma est automatique, mais ces automaties élémentaires ne sont pas subordonnées les unes aux autres, chez les Protistes. Par suite l'*être psychique* n'est pas constitué; par suite cet être, qui n'existe pas, ne peut rien ressentir et est incapable de diriger ses cils. Verworn parle de réflexe, mais ce sont des réflexes élémentaires, exercés par chaque molécule, considérée comme formant un centre à elle toute seule. En deux mots : nous demandons si l'Infusoire est une personnalité biologique; on nous répond que non, mais que chacune de ses molécules est une personne, et même une personne libre, douée de spontanéité. Il faut donc prendre le mot *somme*, employé ci-dessus par Verworn, dans son sens algébrique.

Voulez-vous la preuve que nous ne nous trompons pas sur les intentions de ce biologiste? Au passage *b* fait suite, en effet, celui-ci : (*c*) « Il semble qu'un fait au moins ne soit pas en accord avec la conception qui précède. C'est qu'il existe réellement, chez les Protistes, quelques mouvements coordonnés d'une façon indissoluble » (p. 184). Suit la description du mouvement métachronique, dans la zone adorale des Infusoires hétérotrichides. Si chaque cil, se demande Verworn, possède son propre centre moteur, comment se fait-il que les vibrations des cils du péristome soient indissolublement liées, au point de vue de leur succession, de leur sens et de leur rythme? Vous voyez donc bien que l'auteur, en dehors des mouvements des membranelles, nie toute coordination entre les vibrations ciliaires des Protistes, et, par suite, n'admet pas que l'Infusoire dirige ses mouvements.

D'ailleurs Verworn croit lever facilement l'objection qu'il s'est faite à lui même. Selon lui, il y aura, au pied de chaque membranelle de la zone adorale, (*d*) « quelque délicat mécanisme moléculaire d'une nature quelconque, qui mettra chaque cil dans la dépendance de son voisin, de telle sorte que le mouvement d'un cil déterminé provoque toujours un mouvement de même sens de la part du suivant » (p. 184). Que peut être ce mécanisme et comment se sera-

t-il établi chez des êtres, constitués par la simple association de molécules protoplasmiques automatiques ? L'auteur ne s'en préoccupe pas. Mais il estime avoir *expérimentalement démontré* l'existence de cet appareil, par le seul fait qu'en sectionnant le péristome rectiligne de *Spirostomum ambiguum*, il a arrêté la propagation des ondes au point même où il a pratiqué la section. (*Cf.* la p. 185 et la fig. 25 de l'auteur, *Cf.* aussi ma *fig. 6*, A.)

J'ai donné une analyse assez longue du mémoire de Verworn, parce que ce travail, dans lequel les théories philosophiques *a priori* tiennent déjà une grande place, constitue, en même temps, un recueil considérable d'observations. En outre il nous sort brusquement du courant d'idées, dans lequel avaient pu nous maintenir les auteurs du paragraphe B[1].

Aux lecteurs qui ne sont, pas plus que moi, habitués aux raisonnements de la psychologie moderne, il pourrait sembler étonnant que les Infusoires n'aient *pas le droit* d'éprouver des perceptions. Pour fixer les idées je citerai donc encore la glose que Soury (**1891**) a donnée de la conception de Verworn. Le Protiste ne peut pas avoir de *moi* véritable, parce que l'idée qu'à l'être de sa propre personnalité « ne peut apparaître que lorsque les sensations et les représentations, primitivement inconscientes, de chaque partie d'un corps organisé, sont subordonnées et rapportées à quelque ordre spécial de sensations, à un organe des sens d'importance prédominante, à la vision, par exemple, chez l'Homme normal... Puisque toutes les particules du protoplasma possèdent, à peu près, la même faculté de sentir et de réagir, il est clair qu'aucune représentation subjective d'un *moi*, quelque fugace et obscure qu'on l'imagine, n'en saurait résulter ».

Nous devons répondre aussitôt que nous sommes tout à fait indifférents à ce que le Protiste possède l'idée subjective du *moi*. Pour ressentir certaines sensations, ou même éprouver certains désirs et agir en conséquence, il lui est absolument inutile d'être aussi habile à s'analyser lui-même. Je comprendrais que des auteurs, qui refusent la conscience à la matière universelle, se demandent si les conditions qu'ils mettent à l'apparition d'une conscience personnelle sont réalisées ou non chez les Protistes. Mais, pour qui estime, d'une part, que toutes *les molécules sont douées de perception*, d'autre part qu'un

[1] Verworn est élève de Hæckel, il est partisan de l'*âme des Plastidules ;* c'est un *hylozoïste.*

être quelconque, comme l'Homme, est *une somme de ces molécules, lesquelles restent inaltérées dans leur essence*, il est au moins bizarre de refuser la perception à n'importe lequel de ces êtres qui, placés entre la molécule et l'Homme, sont, tous au même titre, des sommes de molécules. De deux choses l'une : ou *jamais la somme des consciences moléculaires ne constituerait une conscience personnelle* (et telle est bien notre opinion, parce que les personnes ne s'ajoutent pas), — ou *tout groupement spécifique de molécules conscientes est lui-même une personne consciente*. Tout ce qu'on peut ajouter, sur le pouvoir personnificateur que posséderait une sensation spéciale, telle que le sens de la vue, n'est que de la dissertation *a priori*. Au lieu de raisonner sur la possibilité théorique qu'il y a à ce qu'un Infusoire soit conscient, au lieu surtout de fonder ce raisonnement sur les propriétés, données arbitrairement aux âmes hypothétiques des plastidules, il est préférable de rechercher expérimentalement si les Protistes se comportent comme d'autres animaux, auxquels on accorde une personnalité. Laissons donc de côté, dans le mémoire de Verworn, l'œuvre du théoricien, pour ne nous occuper de ce qu'a vu le naturaliste.

L'auteur a observé, comme ses prédécesseurs, la course des Infusoires Hypotriches sur un sol inégal (p. 31). Il met en valeur tous les caractères de cette course, et notamment ce fait, que les cirrhes se meuvent avec des vitesses différentes, sans aucun ordre préétabli. Ils se meuvent donc en tenant compte de toutes les circonstances accidentelles. Comment l'auteur, dont on voudra bien relire la conclusion 5, ne s'aperçoit-il pas que, dans ce seul exemple, il trouve toutes les variations possibles du mouvement, variations qu'il déclare avoir vainement cherchées chez les Protistes ? Lui qui reconnaît que le fait du métachronisme des membranelles suppose une combinaison étroite de leurs vibrations, comment ne voit-il pas que les incessantes variations du rythme des cirrhes ventraux supposent une coordination d'un ordre beaucoup plus élevé encore, puisque cette coordination a pour rôle et pour effet de parer à chaque instant à toutes les ruptures qui se produisent dans l'équilibre du corps entier ? Nous prouverons d'ailleurs, dans le paragraphe suivant, que Verworn ne connaît pas tous les mouvements que peut exécuter un Infusoire. Notamment il est dans l'erreur, quand il croit que les vibrations des membranelles sont indissolublement fixées dans leur

rythme et même dans leur sens. Son petit appareil moléculaire mécanique, destiné à produire ce métachronisme indissoluble, serait donc aussi impuissant, à réaliser les mouvements dont certaines membranelles sont capables, qu'il est déjà difficile à concevoir en lui-même.

Revenons maintenant à la signification qu'il y a lieu d'attribuer aux expériences de mérotomie : les fragments d'un Infusoire restent capables d'exécuter des mouvements, analogues à ceux qu'accomplissait l'animal intact : voilà le fait. On en tire cette conclusion, que la subordination moléculaire n'existe pas et que les particules élémentaires sont, à la fois, automatiques et indépendantes. C'est conclure beaucoup trop rapidement. La tâche, qui s'impose avant tout, consiste à rechercher, sur un animal intact, si les mouvements sont coordonnés. Si l'on répond par la négative, tout est dit, et il n'y a rien de surprenant à ce que les fragments, tant qu'ils restent suffisamment inaltérés, exécutent des mouvements du même ordre que ceux dont l'ensemble était capable. Si l'on répond au contraire par l'affirmative, c'est là une conclusion ferme, qu'aucune expérience de mérotomie ne saurait ébranler. Après quoi, les dites expériences nous apportent une notion nouvelle ; mais cette notion ne peut que s'ajouter à la première sans la détruire. Cette notion, la voici : le pouvoir coordinateur du Protiste ne tient pas à ce que tous les stimuli seraient reçus par un centre transformateur, localisé quelque part dans le corps de l'animal ; il provient de ce que la propriété biologique, cause de la coordination, appartient, d'une façon à peu près homogène, aux divers fragments dans lesquels on a décomposé le corps. Qu'est-ce que cette propriété ? nous n'en savons rien. Mais si Verworn ne trouve rien d'impossible à ce que les molécules isolées en soient pourvues, il ne devra pas s'étonner que nous songions, nous, à l'attribuer à l'être réel qui fonctionne sous nos yeux. Donc, la question primordiale se ramène toujours à celle-ci : le Protiste transforme-t-il biologiquement les stimuli qu'il reçoit ? Ses mouvements sont-ils le fait de réflexes moléculaires, ou de réflexes centraux ? Ce n'est pas la théorie, c'est l'expérience seule qui nous permettra de résoudre ce problème fondamental.

Nous rencontrerons encore Verworn en 1891 et 1894.

Verworn (**1891**) examine, plus complètement qu'il ne l'avait fait en 1889, la nature du mouvement ciliaire métachronique. A cet effet,

il prend, pour objet de ses recherches, les palettes des Cténophores ; mais il laisse de côté la question du rôle coordinateur que joue chez ces êtres le tissu nerveux du pôle apical. Il aboutit aux mêmes conclusions qu'à l'égard des Infusoires : le métachronisme est l'effet d'un petit appareil mécanique, installé au pied des cils, de sorte que l'un ne peut vibrer qu'après que le voisin a opéré son mouvement.

La preuve, dit l'auteur, que le métachronisme, dû au mouvement des palettes, ne résulte pas du passage d'une onde nerveuse, c'est que la simple rétraction d'une des palettes, retraction déterminée par un contact mécanique, suffit pour interrompre la propagation des ondes. Cette rétraction ne serait pas de nature à arrêter un courant nerveux. De suite, surgit une exception : chez *Cestus Veneris*, l'onde passe, malgré qu'une palette soit rétractée ; elle passe même après qu'on a arraché deux palettes. Quelle peut être la raison de cette exception, qui suffirait à renverser la théorie de l'auteur ? Ce dernier la trouve dans ce fait que, chez *Cestus*, il subsisterait quelque chose du revêtement ciliaire général que Chun a trouvé chez les jeunes Cténophores. Verworn se contente de cette explication (p. 173.)

Nous répondrons, en premier lieu, que, une fois qu'on a arraché deux des palettes, il existe bel et bien une grave solution de continuité dans le revêtement épithélial ; par suite, le métachronisme ne peut plus résulter d'une action de contact qui se produirait d'un cil à son voisin. Mais nous avons deux réponses plus topiques encore à faire à l'auteur : Chez les Cténophores, d'une part, les vibrations ciliaires ne sont pas du tout métachroniques, d'autre part, les cils des palettes successives ne sont pas du tout au contact par leurs bases !

Que le mouvement ciliaire ne soit pas métachronique, d'un bout à l'autre d'une des côtes d'un Cténophore, c'est trop évident. Ce qui est métachronique, ce sont les vibrations des palettes respectives. Mais, les palettes sont faites d'un très grand nombre de faisceaux ciliaires accolés (*Cf.* pl. XIX, fig. 15 et 16). Non seulement les cils, qui constituent le revêtement de chacune des cellules formatrices de la palette, vibrent tous à la fois, puisqu'ils sont accolés les uns aux autres, mais ce synchronisme rigoureux s'étend à toutes les cellules de la même palette. Il est donc singulier d'aller étudier le mouvement métachronique dans un organisme où ce mouvement n'est pas réalisable ! Evidemment l'auteur croit pouvoir, dans son raisonne-

ment, considérer chaque palette comme étant équivalente à un cil unique ; mais il n'en a pas du tout le droit ; en effet, sa théorie ne lui permet pas d'expliquer comment tous ces cils vibrent synchroniquement. D'ailleurs, si nous considérons maintenant, d'une façon explicite, le mouvement métachronique des palettes, nous ne pouvons pas en chercher la cause dans un appareil qui serait placé à la base du cil, puisque, d'une palette à l'autre, s'étend un intervalle considérable, dans lequel, chez la plupart des types, l'épithélium n'est pas cilié.

Et cependant, qu'on le sache bien, nous ne faisons pas tort à l'auteur, quand nous lui attribuons l'intention formelle de chercher, au point même où s'insère le cil, le dispositif en forme de verrou, qui interdirait à un cil de vibrer, avant que son voisin ne soit entré en mouvement. Verworn, en effet, va jusqu'à se demander si l'appareil mécanique n'est pas représenté par ces différenciations spéciales de la base du cil, qu'ont étudiées Engelmann ou Frenzel. Donc, Verworn essaiera d'adapter, à la fonction spéciale qu'il imagine, les formations pariétales que nous connaissons, désormais fort bien, sous le nom de la bordure en brosse et des granulations basilaires [1].

Les explications que donne Verworn, relativement aux particularités de la propagation des ondes vibratiles, le long des côtes ciliées des Cténophores, ne sont point admissibles. Il semble qu'on puisse aisément en proposer de meilleures. Sans doute, le fait seul qu'une palette se rétracte au sein de la gelée qui protège l'animal, n'est pas une cause capable d'arrêter un courant nerveux. Mais il ne peut pas être question, chez les Cténophores, d'un courant du genre de ceux qui s'établissent dans les nerfs, chez les animaux supérieurs. Le Cténophore ne possède pas, sous les côtes ciliées, de nerfs anatomiquement différenciés. Il s'agit ici d'un tissu neuro-épithélial, dans lequel chaque cellule est capable de fonctionner comme ganglion

[1] Verworn a d'autres raisons encore à faire valoir, pour refuser d'admettre que le métachronisme des mouvements ciliaires soit d'origine nerveuse. Ici, je dois citer textuellement : « Il est impossible, dit-il, qu'un *stimulus* (nerveux) venant d'en haut, se propage jusqu'en bas de la côte. En effet, chacun des éléments rencontrés deviendrait l'origine d'un *stimulus* nouveau, se propageant à son tour... On obtiendrait ainsi un *stimulus* croissant en quantité, qui atteindrait bientôt une valeur si considérable, que les éléments vibratiles de la fin seraient en proie à un mouvement fébrile, tandis que les premiers battraient dans un rythme fort lent... D'où il suit que la propagation, dans la série, ne peut, en aucun cas, être de nature nerveuse... » (p. 175.)

Nous nous dispenserons de discuter cette conception.

nerveux. De la sorte, il n'est pas étonnant qu'une cellule, excitée spécialement, réponde à ce stimulus en arrêtant, en vertu de son pouvoir propre, la propagation de l'onde nerveuse.

Mais, quelle peut être la raison de l'insistance avec laquelle Verworn soutient une thèse, aussi fragile que celle de l'origine purement mécanique du métachronisme ciliaire? Pour la découvrir, il faut revenir à son mémoire de 1889, et se rappeler l'esprit qui animait ce travail. Il s'agissait de rendre compte du métachronisme des membranelles, sans accorder au Protiste le pouvoir de coordoner biologiquement ses mouvements. L'auteur a, par suite, été amené à considérer que le mouvement métachronique, dont il croyait posséder une explication purement mécanique, était le seul mouvement combiné dont les cils vibratiles fussent capables; c'est ainsi, d'ailleurs, qu'il s'exprime au début de son mémoire de 1891. Il fallait donc, d'une part, que le mouvement ciliaire des Cténophores devînt un mouvement métachronique, alors qu'il est tout autre chose, et il fallait, en outre, que ce mouvement, soi-disant métachronique, pût recevoir une interprétation du genre de celle que Verworn avait proposée, à l'égard des membranelles des Infusoires. Dans le cas des Infusoires, nous montrerons que l'explication ne vaut rien; elle est bien plus mauvaise encore dans le cas des Cténophores.

Le même esprit, esprit de schématisation mécaniste, inspire Verworn (**1894**). L'auteur nous dit tout d'abord : « On ne connaît pas un seul cas, où le mouvement vibratile soit, d'une manière quelconque, sous l'influence du sytème nerveux. » (P. 277 de l'*Edition française*, 1900). Nous avons déjà vu ce qu'il fallait penser de cette affirmation. Nous le verrons mieux encore en rendant compte de nos expériences personnelles. Page 552-554, l'auteur soutient, d'une façon cependant moins explicite, une thèse identique à sa théorie de 1889. Voici comment il s'exprime, au sujet des Flagellés : « Une chimiotaxie, phototaxie... apparaît comme la conséquence nécessaire d'une excitation de contraction unilatérale du flagellum. » (P. 553). Nous ne songeons pas à nier qu'un flagellum ne puisse, dans certaines circonstances, éprouver des excitations qui en détermineront directement la contraction; mais comme, dans d'autres cas, c'est l'être qui dirigera les mouvements de son flagelle (*Cf.* Cienkovsky, **1865**), Verworn devrait admettre, en même temps, qu'une excitation unilatérale, subie par le corps du flagellum, pourra

se transformer en un réflexe biologique, moteur du flagellum. D'ailleurs, c'est surtout dans le fonctionnement général de l'appareil vibratile que l'auteur introduit des simplifications regrettables. Il suppose que les cils sont pareils à des rames qui ne pourraient battre que dans un sens. De cette façon, il lui devient facile d'expliquer comment tout stimulus externe, quel qu'il soit, agira sur la seule génératrice sensible, de façon à accélérer les battements du cil. Mais, si plusieurs génératrices sont actives, comment un stimulus non orienté pourrait-il posséder une action directrice? Si les cils sont automatiques et indépendants, comment un stimulus local pourrait-il influencer brusquement l'ensemble de l'appareil vibratile? Comment l'Infusoire Hypotrichide gardera-t-il son équilibre dans sa course?

En terminant cette analyse critique des travaux de Verworn, nous voudrions caractériser, en quelques mots, l'opinion qu'il a tenté de faire triompher. A cet effet, il nous suffira de citer encore les lignes suivantes : « La dépendance réciproque des cils ne peut pas, comme on le croirait peut-être, être causée par la manière dont le protoplasma en dirigerait les mouvements. Par conséquent, il faut admettre que, si chaque cil ne peut pas exécuter des vibrations indépendantes, c'est parce qu'une raison grossièrement mécanique (*grobmecanisch*) s'y oppose. L'appareil mécanique est à chercher dans le mode d'implantation du cil sur le cytoplasma. » (P. 177). Si l'on veut bien, maintenant, prendre exactement le contrepied de cette conclusion, on sera, croyons-nous, tout à fait près de la vérité expérimentale.

En **1895** et **1896**, nous rencontrons deux ouvrages théoriques de Le Dantec, lequel, tout comme Verworn, refuse aux Protistes le pouvoir de coordonner leurs mouvements et, par suite, celui de diriger les vibrations de leurs cils. Quelques citations nous permettront de bien pénétrer la pensée de l'auteur. Relativement aux Infusoires ciliés, Le Dantec s'exprime ainsi : *a*) « On peut considérer schématiquement leur couche rigide comme un treillissage par les orifices duquel le plasma interne peut faire saillie sous forme de petits cônes qu'on appelle les cils vibratiles. Sous l'influence des réactions qui se passent au contact du plastide et de l'extérieur, ces cils sont animés d'un mouvement qui s'arrête rarement. » (Dans **1895**, p. 96)... *b*). « L'activité d'un plastide (c'est-à-dire, ici, d'un Pro-

tiste) peut être considérée comme le résultat direct des diverses réactions d'une petite masse d'une certaine substance chimique, en présence de substances appropriées. » (*Ibid.*, chap. I.)... Le mouvement de ce plastide (*c*) « ne peut provenir que d'une modification d'équilibre au contact du corps et du milieu. » (*Ibid.*, p. 41.)... Le Protiste nage exactement à la façon d'un morceau de potassium placé à la surface de l'eau ; ici et là, ce sont (*d*) des phénomènes « de même nature » qui interviennent (dans **1896**, p. 32). On le voit, il n'est question ici que de réactions de surface, et nullement de l'influence d'une cause centrale, laquelle serait capable de transformer les stimuli, en vertu de ce qu'on est convenu de nommer le pouvoir psychique. Pour cette raison même, l'auteur estime que les Protozoaires ne vivent pas réellement d'une vie biologique ; ils ne possèdent qu'une sorte de *vie élémentaire*. Mais alors en quoi les Métazoaires sont-ils supérieurs aux Protistes ? Comment vont-ils devenir capables de coordonner leurs mouvements ? Nous allons le savoir : *e)* « Dans un être pourvu d'un système nerveux complet... la direction du mouvement général du corps n'a aucun rapport direct avec celle du mouvement individuel de chacun de ces plastides ; »... des cellules nerveuses centrales, « par suite de phénomènes d'une très grande complexité, partira une nouvelle excitation déterminant l'activité de certains muscles »... Si le mouvement a lieu vers la lumière, « il serait absurde de voir dans ce phénomène une réaction immédiate, *du même ordre* que celle des plastides, et d'employer, pour le désigner, le même terme d'héliotropisme qui sert pour les plantes. » (Dans **1896**, p. 38. *f*). « En essayant de faire croire qu'un Insecte réagit à la lumière de la même façon qu'un Protozaire, on prête le flanc à une critique facile et on fait le jeu des vitalistes. » (Dans **1895**, p. 47). Ailleurs, Le Dantec se demande pourquoi on éprouverait le besoin d'individualiser un plastide, alors qu'on n'invidualise pas une goutte d'huile.

La théorie de Le Dantec n'est pas fondée en logique. En effet, un plastide, pour lui, n'est qu'un agrégat chimique, dépourvu de propriétés supérieures à celles des substances minérales. Il en devra donc être tout à fait de même, théoriquement, d'une somme de plastides. Les réactions auxquelles seront soumis les êtres supérieurs seront exactement *du même ordre* que celles des Protistes. Un plastide est un groupe de molécules ; un Métazoaire sera, également, un groupe

de molécules. D'ailleurs l'auteur en convient lui-même : La vie d'un être supérieur (*g*) « est la résultante des activités synergiques de milliards de plastides, comme l'activité d'un plastide est la résultante de milliards d'atomes » (dans **1895**, p. 17). Comme il s'agit ici de résultantes géométriques, la *résultante mono-plastidaire* sera exactement *du même ordre* que la *résultante pluri-plastidaire*. Nous ne serons nullement fondés à soutenir, *a priori*, que le Protiste n'est capable que de réactions immédiates. Avec moins de complication, ce petit être aura tous les droits à coordonner ses mouvements, tout aussi bien que l'être supérieur, si sa substance possède un tel pouvoir. Le nombre de millards d'atomes mis en jeu ne fait rien à l'affaire.

La seule question qui se pose est de savoir si, *en fait*, le Protiste coordonne ses mouvements : Si le Protiste en agit ainsi, Le Dantec devra concevoir que le plastide est une substance chimique douée de propriétés psychiques, de même qu'il convient déjà que cette substance est douée du pouvoir d'assimiler.

Or, sur le terrain des faits, nous ne sommes pas très loin de nous entendre avec le biologiste dont nous parlons. Voici, en effet, ce qu'écrit Le Dantec en **1895** : *h* « Les Infusoires ciliés forment un groupe bien spécialisé qu'il est inutile d'étudier pour passer des plastides aux êtres pluri-cellulaires. » (p. 99). En **1896** il est plus explicite encore et se demande si la définition des plastides convient réellement aux Infusoires ciliés (p. 177). Ce dernier aveu donne à réfléchir. Il suffirait que Le Dantec revînt sur les observations faites à l'égard des Flagellés, par exemple, par Cienkovsky, et qu'il se rendît compte que sa définition des plastides ne leur convient pas plus qu'aux Infusoires ciliés, pour que nous soyons tout à fait d'accord. Mais comme, si ces êtres mono-cellulaires ne sont pas des plastides, ils ne sont pas cependant des Métazoaires, cela signifiera tout simplement que nous avions raison de penser que le pouvoir coordinateur des êtres supérieurs ne provenait pas de ce qu'ils sont faits de plusieurs cellules. En conséquence, il y aurait lieu de reconnaître que la vie, soi-disant élémentaire des, Protozoaires ne mérite pas cette épithète restrictive et de laisser tomber tout simplement la théorie qui a conduit à la proposer.

La phrase suivante peut être considérée comme résumant les tendances de Le Dantec : (*i*) « Si on commençait par ces êtres [les

Infusoires capteurs, l'étude des phénomènes d'addition chez les plastides, on serait tout naturellement tenté de donner de leur fonctionnement une explication vitaliste ; mais nous y sommes arrivés par une série continue d'étapes et nous ne pouvons guère concevoir entre deux étapes successives une ligne de démarcation aussi tranchée que celle que les vitalistes admettent entre les phénomènes physiques et les manifestations volontaires » (dans **1895**, p. 99). Nous laisserons le lecteur juge de savoir si Le Dantec, après avoir écrit la phrase *h*, est arrivé à expliquer les mouvements des Infusoires capteurs et s'il y est arrivé par une série continue d'étapes. Si nous avions à engager ici la discussion sur le sens du mot *vitalisme*, nous nous demanderions même si, dans son ouvrage, Le Dantec n'a pas « fait le jeu des vitalistes », pour reprendre son expression de la citation *f*[1].

Jennings (**1899**) termine une série d'études relatives aux tactismes chez les Protistes, par un article assez bref sur la psychologie de la Paramécie. L'auteur nous fait passer, dans son raisonnement, par une série d'étapes fort intéressantes. Il estime : 1° que si les Protistes s'assemblent en groupes, c'est sous l'influence de certains chimiotactismes et non pas pour obéir à un instinct social. Nous n'avons rien à dire là contre. 2° Ces chimiotactismes ne résulteraient pas d'une attraction. En effet la Paramécie nage toujours droit devant elle. Elle parvient donc par hasard dans la zone chimiquement définie (définie par l'abondance de l'acide carbonique, par exemple). 3° Le chimiotactisme est le fait d'une répulsion, car c'est en arrivant à la couche limite, au moment même où il est sur le point de quitter la zone chimiquement définie, que l'Infusoire se trouve arrêté dans son mouvement. 4° Dans cet arrêt et dans les mouvements qui suivent, la Paramécie ne manifeste aucune propriété psychique, si élémentaire qu'on la suppose ; elle ne coordonne pas plus ses mouvements que ne le fait un muscle coupé, lorsqu'on l'excite électriquement. Voici, en effet, suivant Jennings, ce qui se passe : Quelle que soit la position de l'agent externe par rapport au corps de l'animal, quel que soit le point précis du corps qui se trouve excité, la Paramecie s'arrête, recule, tourne sur elle-même du côté

[1] *Cf.* ma *Causerie* de **1900** sur la Force, pour la critique des systèmes vitalistes et la définition du système plus compréhensif qu'il y aurait lieu de substituer au vitalisme.

opposé à la bouche, puis repart en avant, dans la nouvelle direction où l'a placée son demi-tour tout mécanique.

De ce que l'animal donne une réponse identique à des stimuli différents, l'auteur conclut que cet être ne possède aucune faculté de coordination. Sans nous occuper, pour le moment, de rechercher si les observations de Jennings sont parfaitement exactes, nous ferons remarquer, que, logiquement, il devrait conclure dans un sens tout opposé. En effet la réaction fournie par l'animal est quelque chose de fort compliqué. Elle exige l'action combinée des myofibrilles et des cils ; puisque cet ensemble de contractions reste le même quel que soint le point du corps excité, c'est la preuve que l'animal a, physiologiquement, transformé le stimulus ; sans quoi la réponse faite à des stimuli différents aurait été différente chaque fois. J'entends bien : l'auteur va nous dire que la réaction ne varie pas, parce que, mécaniquement parlant, elle ne peut pas varier : ce sera à nous, dans le paragraphe suivant, à lui faire voir qu'il se trompe. Mais, pour montrer de suite à quel point l'auteur schématise le problème, notons une réaction, toute différente de celle qui vient d'être décrite, et dont on nous accorde que l'animal est capable : on reconnaît que les Paramécies se groupent en grand nombre au contact d'une substance solide quelconque, puis, arrivées là, qu'elles cessent de nager. Nous n'en demandons pas davantage : si elles cessent de nager, ce n'est pas qu'elles soient soudain devenues mécaniquement incapables de le faire, c'est parce qu'elles cessent de faire mouvoir leurs cils. Cet arrêt des cils provient d'un réflexe tout à fait différent de l'action de contact qui constitue le stimulus visible. Il y a donc là une transformation de ce stimulus.

Kassowitz (**1899**) se montre, page 264, très sobre d'explications pour ce qui a trait au mouvement ciliaire. Cette réserve prouve qu'il comprend toute la gravité du problème. Il se borne, page 266, à traiter le cas où un stimulus localisé peut agir directement sur une des génératrices d'un flagelle. Malgré sa réserve relative à la structure d'un cil vibratile et à la cause de ses mouvements, il ne s'en déclare pas moins persuadé que les Protistes ne sont capables d'aucune opération psychique, même élémentaire [1].

[1] Dans une lettre que Kassowitz m'a fait l'honneur de m'adresser, il émet l'hypothèse que les Infusoires seraient capables de coordonner leurs mouvements, en vertu d'une raison purement mécanique, par le seul fait qu'ils posséderaient déjà, au sein de leur cytoplasma, des trajets de conductibilité maxima, c'est-à-dire des voies ner-

Prowazek (**1900**) est, tout autant que ses devanciers, persuadé que les Infusoires ne jouissent d'aucune coordination. Il nous donne, du mouvement des cils et de la contraction en général, des explications que nous nous rappelons très bien avoir lues chez Kassowitz. Enfin, il nous cite une observation qui est tout en faveur de notre thèse et qui suffit à ruiner la sienne propre : Un Infusoire holotrichide carnassier, *Coleps hirtus*, attaque d'autres Infusoires dont il fait sa nourriture. Pendant qu'il suce la substance de sa proie, ses cils lui servent tantôt de rames, tantôt de points d'appui, pour assurer son équilibre et combiner les mouvements qu'il exécute au cours de son repas. On sait d'ailleurs, par les observations de Maupas, à quel point de complication et de perfectionnement est porté l'appareil masticateur dont est doué le *Coleps* : nous sommes ici loin des idées schématiques que soutiennent Le Dantec, Verworn ou Prowazek.

En terminant ce paragraphe, nous ferons connaître en quelques mots le mémoire de Bergel (**1900**). Cet auteur étudie le mouvement ciliaire sur des fragments qu'il détache d'un épithélium, en utilisant la méthode de C. Schmidt (**1882**), c'est-à-dire en faisant agir, sur une muqueuse, un liquide irritant. Sans doute il peut être intéressant de constater, sur ces *corpuscules ciliés*, comme dit Bergel, l'action des divers agents physiologiques. Le problème est en effet très simplifié. Il s'agit, somme toute, d'expériences analogues aux expériences de mérotomie de Verworn. Elles prouvent que la minime quantité de protoplasma, restée adhérente aux cils, suffit à en assurer la vibration pendant quelque temps; mais elles ne démontrent pas que, dans des conditions normales, les cils épithéliaux eux-mêmes ne sont pas capables de subir, jusqu'à un certain point, l'influence de la force biologique coordinatrice ; nous dirons tout à l'heure quelques mots de cette dernière question.

§ II. — Observations personnelles.

Nous classerons nos observations en disposant les animaux, sur lesquels elles ont porté, en une série ascendante, depuis les Protistes jusqu'aux Vertébrés.

veuses. Cette interprétation serait aussi insuffisante que celle qu'on met en avant pour expliquer les phénomènes psychiques des êtres supérieurs, quand on dit que tout se réduit, dans l'organe nerveux central, à des réflexions intercellulaires. De plus, elle serait fausse en principe, puisque les Protistes ne possèdent pas d'organe central, où tous les courants nerveux puissent se donner rendez-vous, pour en repartir combinés au hasard des rencontres.

Protistes. — I. — Un petit Infusoire holotrichide, que je n'ai pas eu la possibilité de déterminer avec une parfaite exactitude (*Holophrya ?*), se tient immobile dans le champ du microscope, avec tous ses cils en extension. Un autre Infusoire le heurte dans sa course, en un point très limité. Le premier fuit immédiatement, en agitant tous ses cils à la fois. Il est parfaitement certain que le stimulus ne s'est pas transmis d'un cil au cil voisin, à partir du point du corps qui a été touché. La vibration ne s'est pas établie de proche en proche ; tout se passe comme si le stimulus était parvenu en une région ganglionnaire, jouant le rôle d'un organe nerveux central, et d'où un ordre de mouvement aurait été transmis à l'ensemble des cils.

II. — Les membranelles de la zone adorale, chez *Stentor polymorphus*, sont susceptibles de battre, non pas seulement avec des rythmes, mais dans des plans différents. Il en résulte que l'animal peut nager de façons très variables. La citation suivante, empruntée à Simroth (**1876**), prouve que l'auteur avait remarqué les changements effectués dans le plan des vibrations, mais cette observation était restée assez incomplète et semble avoir échappé aux auteurs plus récents. Voici comment s exprime Simroth : « On peut admettre que les cils du péristome, chez *Stentor*, sont capables de battre de trois façons. Ils peuvent exécuter un demi-mouvement pendulaire vers l'intérieur ; ils peuvent exécuter le même demi-mouvement vers le dehors, en se rabattant du côté des parois latérales du corps ; ils peuvent enfin effectuer la vibration ciliaire propre qui, d'ailleurs, ne paraît être réalisée que lorsque l'animal nage et qui a pour résultat de faire tourner l'Infusoire en hélice autour de son axe longitudinal. Il faut remarquer que ce dernier mode de vibration est toujours étendu à l'ensemble de la couronne adorale et n'est jamais limité à des régions isolées de celles-ci » (p. 72). J'ai eu l'occasion de faire, à plusieurs reprises, des constatations plus complètes et plus précises.

Le « mouvement ciliaire propre », dont parle Simroth, correspond au battement des membranelles sur leur plat, selon le rythme *métachronique*. C'est là le mode normal de vibration des cils du péristome ; c'est le seul que connaisse Verworn, et c'est celui qui lui a fait croire qu'un petit appareil mécanique, placé à la base d'insertion des membranelles, suffirait pour expliquer leurs déclanchements successifs. Les membranelles, très grêles ici et plutôt flagelliformes,

aplaties seulement à leur base, sont encore capables de battre sur leur tranche, c'est-à-dire dans le plan situé à 90° du plan de la vibration normale. Dans ce plan, comme l'a vu Simroth, elles peuvent battre, soit vers le dehors, soit vers le dedans du disque oral. Quand elles s'inclinent avec force en dehors, en se rabattant du côté des faces latérales, le *Stentor* nage en avant, sans tourner sur lui-même. Quand elles s'inclinent vers le centre du disque oral, le *Stentor* nage à reculons ; ceci provient de ce qu'elles se redressent avec force, et par suite, chassent l'eau en avant du disque oral. On comprend que Simroth désigne ces deux dernières sortes de vibration par l'expression de « demi-mouvement pendulaire » (en allemand *einseitige Pendelbewegung*). Mais la phrase de l'auteur ne nous permettait pas de comprendre s'il avait constaté le fait de la natation en avant et en arrière. En outre, Simroth ne mentionne pas un phénomène très intéressant, à savoir que, lorsque les membranelles battent vers le dedans ou vers le dehors, elles vibrent *synchroniquement*. Les membranelles s'inclinent à la façon des touches d'un piano, frappées à la fois dans un accord ; il ne se propage donc pas d'ondes transversales, comme c'est le cas chez les Rotifères, par exemple, ou sur les branchies des Acéphales (pl. XXI, fig. 17).

Je n'ai pas vu si les membranelles étaient, en outre de ces vibrations synchrones, capables de s'incliner isolément. Il paraît ressortir de la phrase de Simroth qu'elles peuvent aussi exécuter ces mouvements indépendants ; il y aurait lieu de préciser encore l'observation à ce point de vue.

Quoi qu'il en soit, nous trouvons très nettement réalisées, chez *Stentor*, ces modifications dans le mouvement ciliaire que Verworn réclamait, avant d'accorder aux Infusoires un pouvoir coordinateur psychique. Nous avons dit que Verworn demandait cette preuve, sans s'apercevoir que les Hétérotrichides, lorsqu'ils se montraient à lui comme capables de courir sur leurs cirrhes ventraux, la lui fournissaient déjà aussi clairement que possible.

Ce que les mouvements des membranelles du *Stentor* nous démontrent surtout avec une évidence particulière, c'est l'inanité de l'hypothèse de Verworn relativement au déclanchement automatique des membranelles. Il n'y a pas de doute que l'origine de ces mouvements natatoires, tantôt métachroniques, tantôt synchroniques, ne doive être cherchée dans des réflexes centraux, d'apparence tout

aussi volontaire que ceux des animaux supérieurs. Mais nous allons trouver mieux encore chez la Paramécie.

III. — Nous suivions un jour les mouvements d'une Paramécie qui nageait, en apparence au hasard, dans le champ du microscope. Sa course était limitée rapidement, de tous côtés, par des débris de zoogléè. L'animal, obéissant à unes de ces excitations premières, difficiles à définir, qui faisaient dire à Engelmann que les Protozoaires étaient doués d'automatisme, voulut franchir le rempart qui s'opposait à son passage. Ce sont les efforts qu'il fit pour y parvenir que nous allons relater.

Si la Paramécie n'avait pas été capable de plus de coordination que ne l'est un muscle coupé, (ainsi que le veut Jennings), parvenue au contact du rempart de zooglée, elle se serait arrêtée, comme le font souvent les Infusoires lorsqu'ils rencontrent des corps solides. Ou èncore elle aurait exécuté la série de mouvements, soi-disant machinaux, que le même Jennings a détaillés : elle aurait reculé, aurait fait demi-tour dans un sens déterminé, puis serait repartie tout droit devant elle. Or, l'animal se comporta, sous nos yeux, tout autrement. Il effila sa partie antérieure, de façon à la faire pénétrer, comme une trompe, dans la masse de zooglée ; pour y mieux parvenir, il combina les contractions de ses téguments avec les battements énergiques de ses cils. Après quoi, il renfla la portion du corps qui s'était déjà créé un passage, de façon à élargir la brèche, et se hâla de son mieux sur le bourgeon charnu ainsi incrusté dans l'épaisseur de l'obstacle. Ces efforts combinés demeurant infructueux, la Paramécie recula et reprit, en arrière de la muraille qu'elle n'avait pu franchir, sa forme ovale ordinaire. Mais ce fut pour recommencer, un peu plus loin, la même série d'opérations. La résistance de la zooglée se trouvant moins forte, ou l'animal ayant mieux manœuvré, il réussit à se frayer un chemin, et, du côté opposé, parvenu dans des eaux plus libres, reprit sa course errante.

Que l'on veuille bien réfléchir que, dans le fait que je rapporte ici, il n'y a rien de plus extraordinaire que dans les mouvements dont sont capables des animaux fouisseurs quelconques, les Arénicoles, les Balanoglosses, etc... De la part de Métazoaires, la preuve d'intelligence serait considérée comme médiocre.

Nous ne nous étonnerons donc pas davantage qu'un Protozoaire ait pu faire, avec sa cellule unique, ce que des Vers, par exemple,

font avec leurs millions d'énergides différenciées. Ces derniers, nous dira-t-on, possèdent un système nerveux reconnaissable ? C'est donc que la substance du Protiste jouit, d'une manière invisible pour nous, d'un pouvoir nerveux, en même temps qu'elle digère, excrète ou se contracte.

Coelentérés. — Sur le conseil que m'a donné M. le professeur Y. Delage, j'ai cherché à vérifier, sur la *Sagartia parasitica*, les observations que Parker avait faites sur le *Metridium*. (*Cf.* ma pl. XIX, fig. 26). Il s'agissait de savoir si les cils ectodermiques étaient capables de modifier le sens de leurs vibrations en vertu d'actions reflexes.

A. — Dans une première série d'expériences faites à Paris sur des animaux envoyés de Roscoff, j'ai pu confirmer les résultats de Parker. Le mode opératoire est des plus simples : on attend que l'Actinie soit parfaitement étalée ; on fait arriver au contact de son disque buccal une goutte minuscule d'eau de mer chargée d'encre de Chine, et on observe, dans les différents points, le sens des courants ciliaires. On recommence l'opération en additionnant l'eau de mer d'une substance sapide, telle que le peptone.

Sur les tentacules, dans l'un et dans l'autre cas, les cils vibrent du côté de l'extrémité distale ; c'est là un mouvement centrifuge. Il appartient aux tentacules eux-mêmes de courber leur pointe du côté de la bouche, pour permettre à l'Actinie d'ingérer la substance nutritive.

Les cils du disque vibrent, normalement, en sens inverse de la bouche : *l'influence de la substance sapide renverse le sens de ce mouvement*. Les cils des lèvres gardent, dans les deux cas, une vibration centripète. Quand l'Actinie a avalé une quantité notable d'encre de Chine, peptonisée ou non, elle éprouve le besoin de s'en débarrasser. Si elle contracte violemment les muscles de sa colonne, il s'élève dans l'eau un jet noirâtre, sans que l'observateur constate dans quel sens battent les cils. Mais, parfois, on voit ceux-ci charrier, d'un mouvement lent, de longs filaments muqueux, qui ont englobé les particules noires. A cet effet, les cils des lèvres battent du côté de la sortie : *ils ont donc, tout comme ceux du disque, été capables de changer le sens de leur vibration*.

B. — A Roscoff même, sur des animaux mieux étalés encore, ainsi que le montre spécialement la figure 26, j'ai obtenu des résultats un

peu différents : au centre du disque, il se forma un tronc de cône, au sommet duquel étaient les lèvres. Normalement, les cils de la région externe du disque, comme ceux des tentacules, possédaient une vibration centrifuge. Ceux des parois latérales du tronc de cône battaient au contraire vers la bouche, la ligne de séparation des deux courants se trouvant au fond de la rainure par laquelle le tronc de cône s'insérait sur le disque. Quant aux cils des lèvres, ils étaient immobiles. Il résultait de cette immobilité que les particules noires, entraînées jusqu'au bord des lèvres dans un mouvement de reptation ascentionnelle, tourbillonnaient ensuite librement dans l'eau de mer. Néanmoins les cils des siphonoglyphes exécutaient une vibration centripète.

En substituant l'encre de Chine peptonisée à l'encre de Chine dissoute dans l'eau de mer, les choses se modifièrent comme il va être dit : Les cils des tentacules continuèrent, comme dans les expériences *A*, à vibrer vers la pointe de ces organes. Les cils de la partie périphérique du disque se refusèrent à changer le sens de leur mouvement. Une seule fois, j'obtins un changement de sens momentané. Les cils du tronc de cône continuèrent à battre vers les lèvres. Les cils des lèvres et ceux de l'entonnoir pharyngien entrèrent en action et entraînèrent l'encre de Chine vers le fond de l'entonnoir. Il en résulta que les particules colorées, après avoir grimpé le long des parois du tronc de cône, redescendirent, sans arrêt, la pente opposée. La *Sagartia* absorba de la sorte une quantité notable d'encre de Chine.

Vint ensuite la période de la régurgitation : les seuls cils qui changèrent le sens de leur vibration furent ceux des lèvres et du pharynx : grâce à ces cils, les particules d'encre remontèrent la pente de l'entonnoir. Je ne sais ce qu'il advint des cils des syphonoglyphes ; car je ne vis pas de particules engagées dans les gouttières qu'ils formaient. Comme les cils du tronc de cône n'avaient pas changé de sens, et continuaient leur vibration centripète, les particules qui montaient le long de l'entonnoir pharyngien ne conservèrent pas leur contact avec l'épithélium. Elles furent lancées en l'air par les mouvements combinés des cils du pharynx et des cils du tronc de cône. Il était d'ailleurs avantageux pour l'Actinie que les particules de rebut ne fussent pas véhiculées, sur toute la surface du disque, jusqu'aux tentacules et même jusqu'à la pointe de ceux-ci.

Les faits rapportés ci-dessus se reproduisirent chez plusieurs animaux, d'une façon très constante.

C. — J'eus l'occasion de constater, chez des animaux que j'avais, par la suite, fait de nouveau envoyer à Paris, que les mouvements des cils des lèvres étaient susceptibles de grandes irrégularités. L'entonnoir pharyngien pouvait présenter des courants ascendants à coté de courants descendants : il s'y trouvait aussi des régions privées de vibrations. Mais ces derniers animaux avaient souffert dans le voyage ; les observations faites sur eux furent difficiles et incomplètes.

Le tableau suivant résume les résultats des expériences A et B.

EXPÉRIENCES	RÉGIONS DU CORPS	ENCRE INSIPIDE	ENCRE SAPIDE	RÉGURGITATION
A	Tentacules	Centrifuge	Centrifuge	Centrifuge
	Disque	Centrifuge	Centripète	?
	Lèvres et pharynx	Centripète	Centripète	Centrifuge
B	Tentacules	Centrifuge	Centrifuge	Centrifuge
	Disque étalé	Centrifuge	Centrifuge	Centrifuge
	Tronc de cone	Centripète	Centripète	Centripète
	Lèvres et pharynx	Nul	Centripète	Centrifuge
	Siphonoglyphes	Centripète	Centripète	?

Puisque les deux tableaux ne concordent nullement dans toutes leurs parties, et que cependant ils résument des expériences parfaitement nettes, il n'y a qu'à en conclure, soit que les *Sagartia* observées à Paris n'étaient pas dans un état physiologique absolument comparable à celui des *Sagartia* examinées à Roscoff ; soit que le mécanisme du changement de sens des cils n'est pas quelque chose de rigoureusement déterminé. Il y aurait place pour l'action d'un certain nombre de facteurs difficiles à préciser. Ou encore le mouvement des cils serait soumis très immédiatement à la volonté de l'animal et résulterait de ses impressions du moment. Mais, en tout cas, nous ne pourrons pas dire que les premières *Sagartia* observées à Paris n'étaient pas en bon état, puisque leurs cils ont exécuté des changements de sens parfaitement nets et réguliers.

L'essentiel, au point de vue des conséquences biologiques que comportent, soit les observations de Parker soit les miennes, ce n'est

pas que les cils d'une région déterminée changent de sens de préférence à ceux d'une autre, mais bien qu'il s'effectue des changements de sens. Or, PARKER et moi, nous sommes tout à fait d'accord à ce point de vue.

Le fait même des changements de sens est hors de doute ; nous connaissons d'une façon très suffisante le stimulus qui agit ; mais le cil modifie-t-il sa vibration sous la seule action des excitations intermoléculaires superficielles, ou sous l'action d'une cause nerveuse ? Pour moi, la réponse ne saurait être douteuse : il intervient dans nos expériences des réflexes centraux.

Supposons qu'il n'y ait ici rien autre chose que des actions de surface. Nous ne pouvons pas soutenir que la substance sapide agit inégalement sur les diverses génératrices des cils. Cette substance n'est pas localisée ; elle se répand dans l'eau d'une façon quelconque et, pratiquement, agit, sur l'ensemble des cils d'une région déterminée d'une façon homogène. Il faudrait alors que les diverses génératrices possédassent des constitutions différentes, en vertu d'une structure préétablie, et cependant variable d'un cil à un autre, d'un animal à un autre. Les Actinies A auraient eu leurs cils constitués tout différemment que les Actinies B. Enfin, dans les dernières expériences que j'ai relatées sommairement, les cils des lèvres auraient possédé des structures tout à fait irrégulières. Il serait imprudent de s'aventurer dans des explications aussi étranges. Mieux vaut admettre franchement que, d'une façon consciente ou inconsciente, l'Actinie est intervenue dans le mouvement de ses cils, tout comme elle intervient sans cesse dans les contractions de ses muscles [1].

Comme appendice à ce que nous venons de dire relativement aux cils ectodermiques des *Sagartia*, nous ajouterons que, lorsqu'on observe des fragments des bourrelets mésentéroïdes, détachés du corps de l'animal, on constate de fréquents changements dans le sens de leurs battements. Il semble que l'épithélium, privé de ses connexions normales, se trouve déséquilibré.

MOLLUSQUES. — I. *Larves véligères de l'Aplysie.* — Les cirrhes

[1] Je n'ai pas réussi nettement à provoquer, sur le disque, les changements de sens des cils dans un secteur donné, en excitant ceux d'un secteur opposé. Je voulais, à Roscoff, poursuivre mes recherches dans cette direction, mais j'ai été arrêté par le fait que les cils de la partie étalée du disque se sont refusés à renverser leur vibration.

du voile exécutent des mouvements, soit individuels, soit combinés. Quand ils vibrent ensemble, la vibration se fait transversalement par rapport au sens de la propagation de l'onde métachronique, comme dans la roue des Rotifères et sur la zone à membranelles des branchies des Acéphales. (*Cf.* le croquis, pl. XXI, fig. 25).

Nous avons sous les yeux des larves, pourvues déjà de leur coquille, et sorties de la logette qu'elles occupaient dans le cordon glaireux de la ponte. Les larves se présentent, tout d'abord, avec leur opercule étroitement joint contre l'orifice de la coquille. On les voit presque toujours de profil. Si tout est bien tranquille, peu à peu l'opercule se détache de la coquille, le pied s'abat et le voile est mis lentement en liberté. Jusqu'ici les cirrhes du voile étaient tous rabattus vers le centre de l'organe. La larve allonge un, deux ou trois des cirrhes voisins de l'orifice. Les cirrhes tâtent l'eau comme des tentacules, mais non pas dans tous les sens : il semble qu'ils ne puissent que se contracter du côté de la génératrice concave qui s'incline vers le centre du voile. Si la larve n'appréhende aucun danger, elle fait sortir son voile entier et s'étale complètement. Elle se met alors à nager ; les cirrhes battent successivement vers le centre du voile, et leur vibration détermine la production d'ondes circulaires. L'effet de la propagation de ces ondes de vibrations transversales est particulièrement gracieux quand l'animal, vu de face, laisse voir son disque par son plan. D'ailleurs, sans que la larve se rétracte, les cirrhes du voile peuvent s'arrêter, puis repartir. Ils peuvent se mouvoir séparément, et modifier l'allure de leur vibration normale. Pendant ce temps les cils minuscules qui recouvrent les téguments en dehors du disque du voile, ainsi que ceux du pied, peuvent vibrer indépendamment des grands cirrhes ; ils peuvent aussi s'arrêter pour se remettre en mouvement l'instant d'après.

Une légère secousse détermine l'arrêt brusque des vibrations. Si l'animal est réellement effrayé, il replie ses cirrhes, rentre son voile dans la coquille, puis son pied clôt l'opercule et aucun cil du voile ou du pied ne vibre plus. Après quoi il s'essaie de nouveau à déployer son voile, en hasardant au dehors quelques-uns des cirrhes, et les choses reprennent comme précédemment.

Ici, point d'hésitation possible : l'être provoque, à sa volonté, les mouvements de ses cils ; il les règle et les dirige. La même volonté qui agit sur les contractions musculaires pour déterminer la

clôture ou l'ouverture de l'opercule, agit également sur les grands cirrhes et même sur les cils minuscules du pied. Pour ces derniers, l'action est plus diffuse ; ils n'obéissent qu'à des ordres d'ensemble.

Nous sommes heureux d'avoir pu, presque sur la même page, décrire des mouvements coordonnés, aussi analogues que ceux dont sont capables les Infusoires d'une part, les larves véligères d'autre part. Dans le premier cas, l'animal, pourvu du pouvoir psychique, était monocellulaire : il ne possédait aucun centre ganglionnaire morphologiquement différencié, ou tout au moins ce centre, s'il était constitué, nous demeurait caché. Dans le second cas, l'animal était pluricellulaire ; on pouvait reconnaître, dans la masse des cellules embryonnaires, l'ébauche des futurs ganglions ; mais la différenciation du système nerveux était fort peu poussée ; on ne pouvait distinguer encore de fils conducteurs nettement isolés. Toutefois la coordination motrice, chez la larve inachevée, était aussi parfaite que tout à l'heure chez l'Infusoire, alors que la liaison des molécules se réalisait facilement dans l'intimité d'une cellule unique.

La coordination motrice ne sera pas moins parfaite chez les êtres plus élevés en organisation, munis d'un appareil nerveux complet. Mais, à partir de maintenant, nous allons voir les cils vibratiles se soustraire de plus en plus à l'influence directe de la volonté, sans échapper, toutefois, à une direction biologique générale. La raison en est que les animaux seront plus grands, et qu'ils seront munis d'appareils mécaniques musculeux, adaptés à des besoins nouveaux. L'appareil ciliaire jouera un rôle considérable encore, mais il sera de plus en plus utilisé pour les besoins de la vie végétative. Ses mouvements deviendront involontaires ou inconscients comme ceux du cœur, de l'intestin ou des poumons. Les êtres supérieurs accompliront avec des appendices articulés, démontables grâce aux instruments d'analyse que nous possédons, en leviers, cordes élastiques et fils excitateurs, ce que les Protistes ou les larves véligères ne faisaient pas moins bien avec de simples expansions protoplasmiques, dans lesquelles l'appareil nerveux et l'appareil contractile sont confondus.

II. *Epithéliums divers.* — A. Chez l'Anodonte, observons un fragment de palpe, disposé sur son plat. Les cils du bord du palpe battent perpendiculairement à l'arête de l'organe, c'est-à-dire perpendiculairement au plan de la préparation. Un des menus débris d'épithé-

lium, qui nagent dans la préparation, entre en contact avec les cils du palpe, sur une longueur restreinte du bord libre de celui-ci. Le débris en question constitue un obstacle mécanique opposé au battement normal des cils. Si les cils étaient construits de façon à ne pouvoir vibrer que dans un certain plan, ils s'arrêteraient. La génétrice privilégiée cesserait de pouvoir se contracter ; aucune autre, à son défaut, ne serait douée de cette propriété. Or ce n'est pas un arrêt du mouvement ciliaire que nous constatons ; mais bien un changement complet dans le plan et dans le rythme de la vibration. Les cils touchés par l'obstacle se mettent à battre synchroniquement dans le plan de la préparation, à 90° du plan de leur vibration normale. Tandis que, tout à l'heure, une vibration se décomposait en une impulsion rapide et mécaniquement active, suivie d'un retour relativement inactif, désormais leur mouvement est tout aussi énergique dans un sens que dans l'autre.

Ainsi donc le cil, actif dans plusieurs directions, répond aux conditions nouvelles qui lui sont faites, en modifiant le sens dans lequel il bat, et sa nouvelle contraction à pour effet (sinon pour but), d'écarter autant que possible le corps étranger. Une preuve directe de ce fait que le cytoplasma agit réellement dans l'établissement du nouveau mouvement, résulte de la particularité que voici : en dehors même des cils directement gênés, la bordure vibratile obéit au nouveau rythme, sur une certaine longueur tant à droite qu'à gauche. On voudrait peut-être dire que, si des cils, qu'aucun contact étranger n'oblige à changer de la sorte le plan de leur vibration, se conforment ainsi à l'exemple donné par leurs voisins, c'est parce que le nouveau mouvement se propage de cil en cil, ainsi que l'imagine Verworn. Mais cette interprétation serait fausse ; pour qu'elle eût quelque chance de se vérifier, il serait nécessaire en effet que le nouveau rythme se propageât, successivement, sur la totalité de la longueur du palpe ; or cette propagation n'a pas lieu. Il est donc évident que l'état du cytoplasma, état qu'on peut qualifier d'*état nerveux*, a subi le contre-coup de l'excitation locale, et que la matière vivante ainsi impressionnée réagit sur le sens et le rythme de la vibration.

Entre le dernier des cils qui changent le sens de leur mouvement et le premier de ceux qui continuent à vibrer comme précédemment, les relations, d'ordre purement mécanique, sont identiques, à quelque

distance qu'on se place de la zone directement excitée par le contact du corps étranger ; ce qui s'affaiblit à mesure qu'on s'éloigne, c'est le trouble provoqué dans l'état d'équilibre du cytoplasma.

Que conclure de cette conséquence secondaire du phénomène que nous étudions ? Evidemment ceci : puisque les cils, impressionnés indirectement, reçoivent du cytoplasma de nouveaux ordres de mouvement, c'est le cytoplasma aussi qui dirige les cils directement gênés par l'obstacle mécanique. Mais ce n'est pas tout : puisque le cytoplasma est capable de modifier le sens d'un mouvement ciliaire, c'est qu'il le déterminait effectivement, alors que le mouvement se produisait dans des conditions normales.

Sur un autre fragment de palpe, il nous a été possible de faire une observation similaire, à un détail près. Le mouvement modifié n'était pas constitué par des vibrations simplement pendulaires. Les cils, qui vibraient dans le plan de la préparation, donnaient de petites secousses d'un seul côté, à intervalles distincts et égaux, tout comme si l'être, consulté, avait voulu réussir plus sûrement à chasser l'obstacle qui troublait le mouvement normal de sa bordure vibratile.

Notre interprétation semblera étrange, parce qu'elle est inusuelle. Mais, au lieu des cils vibratiles épithéliaux d'un Mollusque, imaginons qu'il s'agisse des cirrhes d'une larve véligère : nous savons que ces derniers obéissent, avec une parfaite souplesse, à la volonté de l'animal. Au lieu d'un mouvement volontaire, nous observons certainement, chez l'Anodonte, un réflexe, analogue à ceux que provoque le système nerveux sympathique chez les animaux supérieurs. Que le mouvement soit conscient ou inconscient, il n'en est pas moins coordonné. Mais où est le ganglion dans lequel s'accomplit la coordination ? Il n'est nullement nécessaire de faire intervenir un ganglion plus ou moins lointain, tenant sous sa dépendance une portion peut-être considérable de l'épithélium : les cellules elles-mêmes doivent être douées du pouvoir coordinateur, tout comme l'est la cellule unique d'un Protiste ; elles sont douées de ce pouvoir dans une faible mesure, parce qu'elles sont très différenciées : mais elles profitent, pour leur part, du don fait à l'être vivant qui les a formées.

On devra mettre en parallèle l'observation que je relate ici avec les expériences de mérotomie de Verworn, effectuées sur des Infusoires. Dans les deux cas, en effet, le naturaliste examine les mouvements coordonnés dont restent capables des fragments d'un être biologique.

Verworn, en présence de ce fait, oublie la coordination, pour ne voir que l'apparente spontanéité du mouvement. Après quoi il pousse à l'extrême les résultats de l'expérience et estime que, s'il était possible de pulvériser un être vivant en ses molécules protoplasmiques, ces particules primaires seraient encore capables d'automatie. En conséquence, il nie l'être réel et personnel, pour donner la personnalité substantielle aux molécules. En procédant de la sorte, d'une part il outrepasse, d'autre part il néglige, les données positives de l'expérience. Il les outrepasse, en ce que rien ne prouve qu'une molécule protoplasmique posséderait encore, si on la supposait isolée, quelqu'une des propriétés du tissu dont on l'aurait détachée. Il les néglige, parce que, ce qui est réellement important dans les expériences de mérotomie, ce n'est pas que le cytoplasma soit capable de mouvements, c'est qu'il soit capable de coordination nerveuse. Or, cette coordination, Verworn ne la voit pas ; il croit pouvoir la remplacer par des relations mécaniques préétablies qui enchaîneraient, les uns aux autres, les cils successifs. De pareilles relations mécaniques n'existent pas : nous nous en sommes déjà convaincu à propos du Protiste ; les observations que nous venons d'effectuer sur les palpes d'Anodonte achèvent de nous démontrer la parfaite souplesse de l'appareil ciliaire, même lorsqu'on l'examine sur un épithelium. Ce n'est donc pas un enchaînement mécanique qu'il faut établir entre les cils : c'est une coordination biologique ; les cils eux-mêmes ne sont pas des petits ressorts automatiques, ce sont comme des tentacules, dont la cellule, portion d'un être plus considérable, guide les mouvements, tout comme le faisait, chez les Protistes, la cellule, être complet.

Une fois que, dans les raisonnements de Verworn, on a substitué aux mots : *automatie des molécules*, les mots : *force coordinatrice de la matière de l'être*, l'esprit, dégagé des préjugés microméristes, et libre de voir les choses d'une façon tout à fait positive, s'aperçoit, immédiatement, que ce fragment, qui conserve certaines propriétés de l'être, n'a pas la valeur de l'être complet.

Il ne vit que d'une vie imparfaite et limitée ; il vit, tant que ses propriétés biologiques, corrélatives de ses propriétés chimiques et de sa structure stéréoplasmique, restent inaltérées. Si, au lieu de supposer ce fragment pulvérisé en ses molécules constitutives, ce que nous ne pouvons faire qu'en nous éloignant de la réalité, nous le

supposons de plus en plus complet, nous obtiendrons bientôt des portions d'être, assez parfaites pour régénérer l'animal entier. Enfin, à la limite, nous aurons sous les yeux l'être lui-même, toujours coordonné, toujours doué des attributs biologiques, mais, cette fois, intact et conforme au type spécifique. Il jouira, dans leur plénitude, des propriétés harmoniques que les sections de cet être, lorsque nous les isolions, ne nous présentaient que fragmentaires, restreintes en durée, de plus en plus méconnaissables, à mesure que le travail d'émiettement se poursuivait.

C'est ainsi qu'aux théories arbitraires, qui sont l'essence de toute philosophie micromériste ou hylozoïste, nous pouvons et devons substituer, non pas d'autres théories, mais l'observation positive et réaliste des êtres personnels, des substances biologiques, telles qu'elles sont [1].

B. — *A partir de maintenant, nous rapportons des observations, prouvant que les cils peuvent s'arrêter bien avant la mort réelle du tissu.*

[1] En refusant d'admettre les conclusions biologiques que Verworn avait cru pouvoir tirer de ses expériences de mérotomie, nous sommes heureux de rappeler que Balbiani, dont les recherches avaient quelque peu précédé celles de Verworn, avait usé d'un langage tout autre que celui de ce dernier. Bien que l'objet principal du mémoire de Balbiani fût de mettre en lumière les propriétés trophiques du noyau, il avait eu, par endroits, l'occasion de se prononcer au sujet de la personnalité biologique et d'expliquer ce qu'elle devenait chez les fragments d'être, ou *Mérozoïtes*, soumis à l'expérience.

Nous sommes trop honoré de nous rencontrer avec un maître, si justement regretté, sur quelques points essentiels de la biologie générale, pour ne citer ici que quelques-unes de ses phrases, choisies parmi les plus caractéristiques : « La division artificielle d'un organisme en un certain nombre de fragments viables, est une véritable création d'individus nouveaux ; c'est un processus de reproduction qui, pour être artificiel, n'en a pas moins les mêmes résultats que les modes de multiplication naturels des animaux, c'est-à-dire d'augmenter le nombre des individus vivants d'une même espèce... » (p. 22-23.) « ... Par le fait de leur séparation, les deux moitiés ont perdu, en quelque sorte, le sentiment de leur polarité, si l'on veut me permettre cette expression. » (p. 41.) « ... Les fonctions de locomotion et de nutrition continuent [d'abord] d'une façon assez normale ; ... l'animal paraît encore assez maître de ses mouvements. » (p. 48.) Les phénomènes de régénération « tendent graduellement à faire de ce fragment incomplet un être complet, en lui restituant tous les organes qui lui ont été enlevés par la section ». (p. 42.)

Il est inutile de multiplier ces citations pour prouver que Balbiani considère ses Mérozoïtes comme des êtres, plus ou moins proches d'être des êtres complets et, quand ils en sont assez proches (étant munis de leur noyau), susceptibles de se parfaire eux-mêmes, suivant leur type, par une véritable ontogénèse. C'est parce que les Mérozoïtes sont comme des enfants de l'animal primitif, qu'ils conservent, pour leur part, cette coordination biologique qui était l'apanage de la matière du parent. Ils la conservent aussi longtemps que cette matière ne change pas de nature et continue à mériter de porter le même nom. A ce moment, le fragment meurt.

Quand nous dilacérons, dans la lymphe même de l'animal, un épithélium intestinal, par exemple chez l'Anodonte, nous voyons que beaucoup de cellules ou de fragments épithéliaux continuent à porter des cils en vibration. C'est là une observation banale. Mais il paraît être moins connu que beaucoup d'autres fragments portent, presque immédiatement, des cils immobiles. Il n'est pas possible de donner la raison de cette divergence dans le destin des cils des uns et des autres parmi ces fragments. La seule chose qu'on puisse affirmer, c'est que le protoplasma n'est pas plus mort dans un cas que dans l'autre. Certainement la dilacération introduit des troubles trophiques considérables : les cils arrêtés correspondent à des cellules qui ont souffert davantage, sans que nous sachions pourquoi.

Nous pouvons même dire que des cils particulièremens différenciés, tels que les membranelles des Acéphales, ont besoin, pour vibrer, d'être en relation avec un protoplasma plus intact que les cils ordinaires. Nous avons constaté à maintes reprises, chez l'Anodonte, chez l'Unio, chez la Mye, que les membranelles s'arrêtent presque aussitôt de vibrer, quand on observe un fragment de la branchie dans l'eau même où vit l'animal, tandis que les autres cils battent encore activement. On trouve d'ailleurs, sur le fragment branchial observé, quelques membranelles en parfait état, tandis que d'autres ne battent plus qu'avec lenteur : c'est la majeure partie qui est arrêtée.

Vers. — 1. *Dicyémides*. — J'ai observé à Roscoff de nombreux individus appartenant au genre *Dyciemmenea*, parasites dans le rein de l'*Octopus*. Ils nagent dans l'urine de leur hôte, ou dans l'eau de mer qui dilue cette urine. Même dans l'eau de mer, ils restent intacts un certain temps. Tandis que tous les individus observés font battre activement, vers l'arrière, les cils de la coiffe céphalique, presque tous laissent traîner, immobiles ou presque immobiles, les cils de la région caudale. Quand les cils des 2/3 inférieurs du corps sont en vibration, ils effectuent des mouvements beaucoup moins énergiques que les cils de la partie antérieure. Nous conclurons simplement de cette observation que les cils de la région caudale reçoivent, de leur protoplasma, un influx nerveux moins énergique que ceux de la région céphalique, dans laquelle région sont sans doute localisées les propriétés nerveuses. Je n'ai pas vu d'individus bien vivants arrêter le mouvement de leurs cils, ni en modifier le sens. Voici pourtant un individu qui paraît intact, et qui se laisse flotter avec tous ses cils

immobiles. Est-il vivant ou mort, en bonne santé ou très malade? Au bout de quelques minutes les cils reprennent quelques mouvements assez vifs, mais presque aussitôt l'animal se désagrège. Il faut donc croire que l'animal était très malade et que, avant de mourir, il a eu assez de force pour contracter encore ses cils. Les Dicyémides sont donc réduits à des réflexes extrêmement sommaires.

II. *Convoluta.* — On sait que, chez les Planaires, un certain nombre de cils, isolés au milieu des cils qui vibrent, se montrent souvent arrêtés en extension. Il paraissent jouer le rôle de cils sensitifs, mais seulement pour un temps; car, l'instant d'après, on les voit recommencer à vibrer. M. le professeur Yves Delage a bien voulu me dire qu'il avait observé ce fait chez les Planaires acœles.

Personnellement, j'ai essayé de me rendre compte, sur des *Convoluta roscovita*, si les vibrations des cils auraient quelques rapports avec les contractions musculaires de l'animal, c'est-à-dire, si la Planaire se dirigerait, au moins partiellement, grâce à ses cils. A ce point de vue, mon observation a été tout à fait négative. Le mouvement qu'on observe est à peu près uniforme. On voit se propager quelques ondes vibratoires métachroniques, mais ces ondes sont courtes et irrégulières. Quand l'animal, inquiet de sa réclusion dans une goutte très petite, se livre à des contractions rapides, au moment même de la contraction on observe parfois un arrêt de tous les cils, mais un arrêt très court. Cet arrêt doit avoir une cause simplement mécanique. Bientôt dans sa goutte restreinte, la *Convoluta* commence à être aphyxiée, ou empoisonnée par ses produits d'excrétion. Les vibrations se ralentissent et finissent par s'arrêter. Cependant l'animal n'est pas mort. Si on change l'eau de la goutte, il se rétablit et les mouvements reprennent. Ces conditions sont d'ailleurs parfaitement normales. Ce qu'il faut conclure de notre observation, c'est que les cils de la *Convoluta* se comportent comme des cils épithéliaux, soustraits à la volonté de l'animal. Ce ne sont pas des organes locomoteurs.

III. *Micronereis variegata.* — On sait que ces Annélides ont des cils vibratiles sur leurs parapodes. J'ai observé à Roscoff deux individus. L'un d'eux a été médiocrement comprimé par le couvre-objet. Les cils ont continué à battre assez longtemps. Un autre individu a eu aussitôt gravement à souffrir de la compression excessive du couvre-objet. Aussitôt presque tous les cils s'arrêtent. Le protoplasma

n'est pourtant pas réellement mort; d'ailleurs, les tissus des parapodes ont été en grande partie soustraits à la compression violente. Mais l'animal lui-même est très malade, et le trouble qui en résulte est suffisant pour que les cils cessent de battre.

Amphibiens. — *Larves de Grenouille ou de Triton.* — A. J'observe, dans l'eau où vivait l'animal, la queue, rapidement coupée, d'un très jeune Têtard de Grenouille. Le tissu est loin d'être mort, et cependant presque tous les cils sont arrêtés. Sur un autre animal, examiné dans les mêmes conditions, les cils battent plus longtemps. Cependant, successivement, les touffes de cils s'arrêtent, bien avant qu'on puisse parler de la mort du protoplasma.

B. — Sectionnons les lobes branchiaux d'une larve de Triton, longue d'un centimètre environ. Nous trouvons à la surface de l'épithélium, mamelonnée en raison de la forme convexe des cellules, de grands cils, battant dans une direction déterminée. Presque toujours, quelques touffes s'arrêtent pour un instant, puis recommencent à vibrer. Pendant que les cils sont immobiles, ils ne demeurent pas rectilignes; ils se montrent courbés assez fortement en faucille. Quand ils se remettent à battre, leur génératrice active est située du côté de la concavité de la faucille. Le mouvement reprend suivant des rythmes variables : tantôt les cils donnent une série de secousses nettement distinctes, tantôt ils effectuent des vibrations rapides. La forme spéciale que revêtent ici les cils pendant leur arrêt est évidemment en rapport avec des particularités de structure que rien ne nous permet de démêler. Cette structure même, autant que les secousses brusques que les cils sont capables de produire, en dehors du rythme vibratoire normal, suffirait à montrer l'erreur dans laquelle tombent les auteurs qui refusent, aujourd'hui encore, la contractilité au cil, pour la localiser dans le protoplasma.

J'ai fait, sur des Têtards de Grenouille, des observations identiques à celles qui ont trait aux larves de Triton.

Dans la série des observations qui précèdent, nous avons rencontré des cils de plus en plus soustraits à la volonté de l'animal; ils deviennent peu à peu des organes exclusifs de la vie végétative.

Comment, lorsqu'on en est arrivé là, vérifier si les cils restent, néanmoins, soumis à l'action biologique coordinatrice? La preuve

qu'ils obéissent à cette force n'est pas impossible à fournir, quoique l'action directrice ne dépende plus du système nerveux.

S'est-on demandé pourquoi les cils, dans un organe déterminé, battent dans le sens qu'il faut, et non pas dans n'importe quel autre sens ? A cette question, deux réponses seulement paraissent possibles.

1°. Les cils possèdent une organisation spécifique qui les oblige, pour des raisons mécaniques, à battre dans une direction définie. On devrait, s'il en était ainsi, se demander pourquoi ils possèdent cette structure, et on serait obligé de conclure que c'est en vertu d'une action morphogène de l'inéluctable force coordinatrice. Mais il y a une réponse plus simple : cette prétendue structure préétablie n'existe pas. Nous avons vu, en examinant des cils épithéliaux soustraits aux actions volontaires, chez les Mollusques, par exemple, que, dans certains cas, les cils pouvaient renverser leur mouvement, et même changer le plan de leur vibration.

2°. Donc les cils reçoivent du cytoplasma une impulsion dissymétrique définie ; puisque cette impulsion est identique pour tous les cils d'un même organe, il faut qu'elle se trouve réglée par la force coordinatrice.

J'exclus, dans le raisonnement qui précède, jusqu'à la possibilité de chercher à expliquer le sens du mouvement ciliaire, sur les épithéliums, par l'action de causes purement extérieures. En effet, dans un conduit glandulaire, par exemple, les liquides qui sont au contact des cils ne remplissent aucune des conditions qui seraient favorables à l'hypothèse d'une orientation, provenant des stimuli externes. D'une part, à un moment donné, la nature chimique du liquide en question est homogène, dans un espace qui reste très supérieur au volume occupé par un cil ; d'autre part cette composition chimique varie d'un point à un autre du canal vecteur, et surtout d'un instant à l'autre, suivant la phase de l'activité de la glande. Ainsi donc, le liquide du canal est incapable d'exercer sur les diverses génératrices d'un cil des actions inégales, et, s'il possédait le pouvoir d'influer sur le sens du mouvement ciliaire, la vibration générale de l'épithélium deviendrait tout à fait irrégulière. C'est donc bien en vertu d'une action interne que les cils chassent, constamment, les produits de la sécrétion du côté de la sortie de la glande.

En résumé, les résultats de nos recherches sont parfaitement

concordants. Le mouvement ciliaire est sous la dépendance du cytoplasma cellulaire ; l'état d'équilibre de ce cytoplasma est réglé par la coordination biologique. Chez les animaux inférieurs et chez eux seuls, ce mouvement obéit à des impulsions volontaires. Chez les animaux supérieurs, il finit par être soustrait à l'action du système nerveux.

Il y a quelques années, les naturalistes étaient très favorables aux idées auxquelles les faits nous ont amené. Aujourd'hui, ils concluent le plus souvent dans le sens opposé ; mais ils s'écartent, en cela, des réalités, pour se plier aux exigences de certaines doctrines *a priori*.

TROISIÈME PARTIE

RÉCAPITULATION GÉNÉRALE

CHAPITRE Ier. — L'APPAREIL PARIÉTAL PROTECTEUR (p. 488)[1]

§ I. — **La bordure en brosse** (p. 488).

A. — Idée générale de la bordure en brosse (p. 488).

C'est un *plateau*, décomposable en bâtonnets dressés au-dessus d'un plan qui correspond à la paroi supérieure de la cellule. Les bâtonnets constituent donc des digitations ; elles sont libres, quand il ne se dépose aucune gangue, mais, le plus souvent, elles se montrent engluées par un dépôt de consistance variable, pratiquement équivalent à une cuticule. Les digitations peuvent être cylindriques ou ciliformes. Beaucoup de couvercles épithéliaux se laissent ainsi ramener au type de la bordure en brosse, mais non pas tous. Pratiquement, les termes de *plateau strié* et de *bordure en brosse* sont synonymes. Il faut conserver la dénomination de *cils immobiles* ; car les bordures de cils immobiles ne constituent pas de véritables plateaux : ou bien ces formations sont limitées à quelques cellules seulement de l'épithélium, ou bien encore les cils, assez

[1] Les chiffres renvoient aux pages où se trouvent les divisions correspondantes, dans la seconde partie.

écartés, laissent à nu la paroi cellulaire. Si, par ses bâtonnets, la bordure en brosse est un plateau, c'est-à-dire une formation qu'on doit rattacher aux cellules respectives, par sa gangue, elle peut devenir une véritable cuticule perforée, intéressant, à la fois, la totalité de l'épithélium. Par-dessus la bordure en brosse, peut encore régner une cuticule surajoutée.

B. — Les bâtonnets de la bordure en brosse sont-ils contractiles ? (p. 496).

Je repousse toute interprétation qui ramène les bâtonnets au rang de pseudopodes, capables de faire varier activement leur longueur. Ils sont fixés dans une structure déterminée et même obéissent à une loi qui régit la hauteur du plateau, sur une étendue considérable de l'épithélium ; cette hauteur est, normalement, égale dans les différents points ; quelquefois, elle est susceptible de variations lentes et progressives ; rarement elle varie brusquement d'une cellule à la voisine. Très fréquemment, la hauteur des bâtonnets est caractéristique, pour une région déterminée. Ce n'est qu'exceptionnellement que le bâtonnet, fixé d'ailleurs dans une forme conique, devient contractile, à la façon d'un cil vibratile.

C. — La bordure en brosse et l'activité de la cellule (p. 499).

La bordure en brosse est indépendante du mode spécial de l'activité cellulaire, tout aussi bien que de la phase de cette activité, pourvu que l'élément soit dans un état physiologique normal. Elle fait donc partie intégrante de l'architecture cellulaire.

La proportion de la gangue est indépendante de l'activité des échanges osmotiques. Il faut en conclure que, si l'on considère les extrémités distales des bâtonnets, la cellule à bordure en brosse reste une cellule nue : les bâtonnets ne sont pas des prolongements inertes, lesquels serviraient à protéger une pellicule très délicate, au-dessus de laquelle ils se dresseraient, et au travers de laquelle se feraient les échanges ; au contraire, les bâtonnets sont parfaitement vivants. Ils constituent un soulèvement digitiforme de l'ectoplasma ; si la bordure en brosse est un organe protecteur efficace, c'est parce que

les bâtonnets sont beaucoup moins altérables qu'une surface plane. Il en résulte que, lorsque la bordure en brosse est ciliforme, la protection devient quelque peu illusoire ; mais alors, le plus souvent, l'épithélium est protégé, à distance, par la membrane péritrophérique. Au lieu de protéger la paroi, les bâtonnets ciliformes libres servent bien plutôt à en augmenter la surface active.

Il est impossible de rattacher la formation des cellules en brosse à l'excitation immédiate du milieu ambiant : la constitution des bâtonnets est l'œuvre propre de l'activité biologique morphogène.

D. — La bordure en brosse et les cils vibratiles (p. 506).

Les cils poussent sur l'extrémité des bâtonnets, comme ils pousseraient sur la paroi cellulaire restée plane. Aussi, le mot de *segments intermédiaires des cils*, employé pour désigner les bâtonnets du plateau cilié, est-il mauvais, en ce qu'il donne à penser que le bâtonnet du plateau ferait partie de l'appareil ciliaire. C'est le contraire qui est vrai : un plateau cilié ne diffère par rien d'essentiel d'un plateau non cilié, et les cils se surajoutent simplement à l'appareil pariétal protecteur. J'ai parfaitement constaté, chez le Chironome larvaire, que la couche des soi-disant segments intermédiaires ou basilaires des cils, n'était autre chose que la bordure en brosse.

a). *Théorie phylogénétique de la bordure en brosse* (p. 507). — Il n'y a aucune raison pour admettre que les plateaux constituent une phase régressive, dans l'évolution de bordures ciliaires ancestrales. Quand on dit que le plateau strié représente la partie fixe d'une ancienne bordure ciliaire, et qu'il a subsisté lorsque la partie vibratile a disparu, on fait une tautologie : on oublie que, si la bordure ciliaire ancestrale avait des articles fixes, c'est que le plateau y était déjà développé, *coexistant, dès lors, avec la bordure ciliaire*; inversement, si la bordure ciliaire ancestrale n'avait pas de partie basilaire fixe, une fois les cils tombés, la cellule devrait posséder une paroi unie toute simple et dépourvue de plateau. Quand Prenant compare les différentes parties constitutives d'un appareil vibratile, supposé *complet*, c'est-à-dire supposé parvenu au maximum de la complexité dont il est susceptible, avec une bordure en brosse, il oublie réellement de mentionner, dans son appareil ciliaire, *le bâtonnet* qui, toujours, sépare la granulation basilaire d'avec le

bulbe : c'est-à-dire qu'il oublie précisément l'élément essentiel du plateau. Dans cette description, rétablissons les bâtonnets : nous nous apercevons que le soi-disant appareil ciliaire complet se composera, en réalité, de la bordure en brosse, plus l'appareil vibratile tout simple, surajouté.

Cette théorie phylogénétique avait pour but de simplifier la conception de l'activité biologique, en supprimant, dans la bordure en brosse, une différenciation autonome : il faut se résoudre à admettre que la cellule est capable de confectionner, dans un travail spécial, les bâtonnets du plateau, et qu'elle obéit en cela à une cause centrale actuelle.

b). *Théorie ontogénétique de la bordure en brosse* (p. 512). — Je n'ai jamais remarqué qu'une bordure en brosse puisse être considérée comme représentant une phase de la confection d'une bordure vibratile. J'estime que les observations de Gurwitsch ont trait aux stades moyens d'une dégénérescence muqueuse qui gagne peu à peu les profondeurs de la cellule.

c). *Les plateaux ciliés* (p. 514). — Un grand nombre d'auteurs croient que jamais les cils ne traversent, à leur base, une cuticule, et que tous les couvercles hyalins, perceptibles à la surface des cellules vibratiles, doivent se laisser ramener au type de la bordure en brosse. C'est là une exagération évidente. Il existe des cuticules vraies, perforées par des cils. Ces cuticules peuvent recouvrir, non seulement des cellules à paroi unie, mais même des cellules déjà pourvues d'une bordure en brosse.

§ II. — Les plateaux alvéolaires ou spumeux (p. 518).

De même qu'il est illégitime de schématiser les structures cellulaires, en ramenant les bordures en brosse à des bordures vibratiles en voie de régression, de même il faut, à côté des bordures en brosse, considérées comme organes spécifiques, savoir faire leur part aux bordures d'alvéoles, formations toutes différentes et, d'ailleurs, beaucoup plus simples. Les alvéoles paraissent résulter d'une transformation, purement chimique, du suc qui forme, sur les préparations, la portion non figurée du cytoplasma. Les cils restent en rapport, quand ils existent, avec la partie figurée, c'est-à-dire avec les parois des alvéoles. Par-dessus la bordure d'alvéoles, une cuti-

cule peut régner, comme par-dessus une bordure en brosse. Les cils peuvent, de même, perforer cette cuticule surajoutée.

§ III. — Membranes et cuticules (p. 524).

La membrane ou cuticule passe par-dessus les cellules de l'épithélium, sans laisser voir la part, prise à sa formation, par chacun des éléments biologiques.

A. — Rapports des membranes ou cuticules avec les plateaux (p. 524).

En l'absence de cordons de ciment interstitiel qui, traversant toute la hauteur d'un plateau, rendent manifeste le travail propre de chaque cellule, les différences entre les plateaux et les membranes ou cuticules sont presque purement verbales : par sa gangue, presque toute bordure en brosse est une cuticule ; il n'y a aucune différence entre certains plateaux spumeux et certaines membranes structurées.

B. — Les membranes et les cuticules ; définitions, structures, signification chimique ou biologique (p. 527).

Il est à peu près impossible de trouver une définition, par laquelle on distingue nettement les membranes des cuticules, en tenant compte, à la fois, de leur emplacement et de leur mode de formation. On ne peut établir de distinction sérieuse entre les mots de *transformation* et de *sécrétion*. Il n'y a pas lieu de suivre Schulze en réservant le mot de *pellicule* pour les cuticules qui entoureraient un élément biologique de toutes parts (tel un Protiste). La soi-disant *pellicule* d'un Infusoire est alors rigoureusement identique à la *cuticule* d'une cellule épithéliale. D'autre part, il faut conserver le terme de *pellicule* pour désigner la couche spéciale qui limite les cellules nues et qui subsiste très souvent sous les cuticules produites par exsudation. Le terme de *crusta*, imaginé par Schulze, ne correspond à rien de bien défini.

En somme, pratiquement, une *cuticule* sera, plutôt, en contact avec le milieu extérieur, et une *membrane* séparera, plutôt, des éléments contigus. Cependant, un couvercle superficiel, structuré et peut-être encore assez vivant, sera, plutôt, une *membrane* qu'une

cuticule. Mais il faut absolument renoncer, pour toutes ces formations si contingentes, aux discussions qui ne porteraient que sur les mots.

Plus intéressant est l'examen des structures que peuvent présenter les cuticules. Je cite un cas relatif à l'intestin terminal du Chironome larvaire, qui prouve que des cuticules, semblables en apparence à de simples exsudats chimiques, peuvent être encore traversées par un réseau protoplasmique, inframicroscopique.

Mais ce qui est le plus important, c'est de montrer comment l'activité biologique coordinatrice intervient, et cela, pour ainsi dire, à trois degrés : 1° pour déterminer l'apparition d'une cuticule, en dehors de toute excitation morphogène émanée du milieu ambiant ; 2° pour assurer à la cuticule la composition chimique, parfois très précise et très spécifique, qu'elle devra posséder dans les différentes régions de l'organe ; 3° pour déterminer, comme avec l'aide d'un moule, la forme exacte qu'elle devra revêtir.

§ IV. — Formation de cuticules à distance (p. 537).

Rappelant, en quelques mots, le rôle que joue la chitine de transport dans la formation du bec, chez l'embryon de *Sepia*, j'insiste avant tout, dans ce paragraphe, sur la *membrane péritrophique*, au sujet de laquelle tant d'opinions erronées ont été soutenues.

C'est le fruit d'une sécrétion chitineuse fluide, capable de se coaguler peu de temps après son émission. Tantôt, comme chez le Ver-à-soie, tout l'épithélium de l'intestin moyen prend part à la constitution de la membrane péritrophique, et c'est là un mode très grossier de formation ; tantôt un anneau spécial de cellules, placé tout en haut de l'intestin moyen, est chargé de la fabrication de la chitine. Alors, comme chez le Chironome larvaire, une différenciation très parfaite des parois de l'intestin moyen, en même temps que de la valvule œsophagienne, peut constituer un *appareil lamineur*, dont la membrane péritrophique sort à l'état de cylindre, à parois très minces et bien régulières. Le rôle des forces biologiques centrales est, ici, particulièrement évident et remarquable.

§ V. — Formations pariétales intracytoplasmiques (p. 545)

C'est l'*ectoplasma strié*, formé d'une couche de fibrilles cylindriques qui, souvent, lorsque la bordure en brosse existe, en prolongent les bâtonnets, sur une faible distance. C'est, tout simplement, une portion

épaisse du réticulum général, chargée de remplir une fonction de soutien. Il pourra se constituer un ectoplasma strié, bien délimité du côté de la cellule, tant à la partie inférieure qu'à la partie supérieure de l'élément. Nous avons donné un exemple, particulièrement intéressant, d'ectoplasma strié profond, à propos du Chironome larvaire.

L'ectoplasma n'existe pas chez les seules cellules pourvues d'une bordure en brosse. Il ne possède aucune fonction qui concerne spécialement le plateau strié. Il n'est pas davantage en rapport avec les mues cuticulaires.

Il est particulièrement intéressant de constater que l'ectoplasma peut revêtir l'aspect, soit d'un plateau strié, soit d'une bordure alvéolaire. Il peut présenter des caractères chromatiques extrêmement variables. Normalement, ses fibrilles sont bien apparentes et non sidérophiles. Il peut devenir à la fois homogène et très chromatique, ou rester strié et se colorer comme ces formations, auxquelles on a voulu si souvent attribuer un rôle moteur, quand on les découvrait au pied des cils vibratiles. Si l'ectoplasma strié n'est, morphologiquement, pas essentiellement différent d'un plateau alvéolaire, avec lequel il peut présenter des termes de passage, on ne doit pas, du moins, le confondre avec une bordure en brosse, et cela parce qu'il est intracytoplasmique. Si les fibrilles qui le forment, au lieu de rester cylindriques et de se terminer brusquement du côté de l'endoplasma, s'effilent en cônes très allongés, elles deviennent ce qu'on a appelé, soit des *racines ciliaires*, soit des *bâtonnets* d'Heidenhain ; ce sont là autant de différenciations d'ordre architectural.

§ VI. — Les dislocations, traumatiques ou physiologiques, de l'appareil pariétal (p. 548)

Constitué de façon à permettre à la cellule d'effectuer des échanges faciles avec le milieu extérieur, l'appareil pariétal protecteur ne se disloquera que dans deux cas : lorsque la cellule devra expulser des produits insolubles ; lorsque la cellule, vieillie, sera sur le point de mourir.

A. — La théorie vésiculaire de la sécrétion (p. 549)

Les boules brillantes, ou *vésicules sarcodiques*, si longtemps considérées comme des produits normaux de l'activité cellulaire, qui ont

fait l'objet de descriptions si soignées, sont le fait de traumatismes ou de mauvaises fixations. Si ce processus était normal, la cellule excréterait sa propre substance ; les cellules rénales, par exemple, seraient, ainsi que cela a été dit, physiologiquement albuminuriques.

Il ne faut pas confondre les vésicules sarcodiques, que cet adjectif seul suffit à caractériser, avec les dislocations physiologiques, telles qu'on en observe chez les cellules, mérocrines ou holocrines, qui expulsent, réellement, des produits fabriqués, morphologiquement et chimiquement définis.

Mes expériences sur le Chironome larvaire ont complété certaines critiques antérieures, par lesquelles on n'avait nullement répondu aux observations de Van Gehuchten.

Toutes les conclusions que la présence des vésicules sarcodiques semblait autoriser, à l'égard de la nature ou de la phase de l'activité d'un épithélium, sont erronées.

B. — Les dislocations physiologiques (p. 567)

En en faisant l'étude, il faut se garder de confondre les phénomènes qui se rattachent à l'expulsion des cellules vieillies, ou encore certains processus pathologiques qui ne sont pas essentiellement différents des altérations vésiculaires, avec des phénomènes de sécrétion holocrine.

Les cellules mérocrines et holocrines ne doivent pas constituer des catégories nettement tranchées. Les unes et les autres ne se distinguent même par rien d'important des cellules qui excrètent par osmose. Il n'y a pas grand intérêt à approfondir des processus qui restent, somme toute, très contingents. Ici l'étude morphologique doit céder la place à l'étude micro-chimique : celle-ci même serait encore beaucoup moins importante que l'étude, à proprement parler, biologique, laquelle nous enseignerait pourquoi telle glande a son cytoplasma organisé de façon à fabriquer tel produit, et non pas tel autre.

CHAPITRE II. — L'APPAREIL VIBRATILE DANS SA STRUCTURE ET SES RAPPORTS (p. 571).

Tandis que les chapitres I et III conduisent à des résultats positifs, le premier, principalement en ce qui a trait au rôle de la coordi-

nation biologique trophique, et le troisième, relativement à la coordination motrice, ce chapitre II est à peu près purement négatif. Quand nous retranchons de l'appareil vibratile, ou tout au moins de sa partie active, les racines ciliaires et les granulations basilaires, il reste, pour constituer cet appareil, *le cil* et *le cytoplasma*. Dans la grande majorité des travaux, consacrés à l'étude des cellules ciliées, c'est, en définitive, de l'appareil vibratile qu'on a le moins parlé : les uns, comme Frenzel et Engelmann, nous ont surtout décrit l'appareil pariétal ; les autres, les partisans de la granulation basilaire motrice, ont accordé une valeur excessive à des formations contingentes, accessoires, communes à des appareils vibratiles et à des appareils pariétaux. L'examen de la question des racines ciliaires nous oblige à nous occuper un peu de l'ensemble des structures fibrillaires ; la critique des granulations basilaires nous entraîne à contrôler la doctrine des centrosomes épithéliaux. De la sorte, notre attention ne se limite pas strictement à la paroi cellulaire et nous étudions des différenciations plus profondes, considérées comme apparentées avec les appareils superficiels.

§ I. — Les racines ciliaires. (p. 572).

A. — *Les racines ciliaires constituent-elles un organe, constant et exclusif, de l'appareil vibratile?*

1° *Les racines ciliaires sont un organe contingent.* (p. 573.) Exemples certains de cellules vibratiles dans lesquelles la portion figurée du cytoplasma, avec laquelle le cil est en relation, n'est pas arrangée en fibrilles.

2° *Les racines ciliaires se rencontrent ailleurs qu'au pied des cils vibratiles.* (p. 574.) Les bordures en brosse possèdent fréquemment des racines. Ces racines de la brosse ne sont, elles-mêmes, rien autre chose que les *fibrilles longitudinales*, qu'on observe dans beaucoup de cellules à paroi unie.

En effet, les racines, ainsi que les fibrilles longitudinales supérieures, étant homologues des fibrilles longitudinales inférieures, sont homologues entre elles ; d'autre part, les racines de la brosse sont homologues des racines ciliaires : une cellule, non ciliée, devenant ciliée, sans modifier en rien son appareil cytoplasmique.

La théorie phylogénétique des racines de la brosse n'est pas plus légitime que la théorie phylogénétique de la brosse elle-même.

3° *Racines ciliaires spéciales.* (p. 577.) Les cones radicaux d'Engelmann paraissent ne posséder qu'une fonction mécanique passive; inversement, certaines racines jouent très probablement le rôle de conducteurs nerveux : dans l'un et l'aurte cas il s'agit d'une disposition, contin- gente, du réticulum cytoplasmique.

Description d'un appareil radical nouveau, réalisé dans les cellules à membranelles des branchies, chez les Acéphales.

Dans des cas de ce genre, l'appareil vibratile externe et l'appareil fibrillaire interne sont des portions de la structure cellulaire générale, en harmonie l'une avec l'autre.

B. — Les racines ciliaires possèdent-elles une fonction motrice ? (p. 580.)

Cette opinion, qui paraissait abandonnée, est reprise aujourd'hui; elle est en contradiction avec les données du paragraphe A, et, d'ailleurs, complètement fausse au point de vue mécanique.

C. — Les racines ciliaires sont-elles des organes transformateurs de l'énergie? Constituent-elles un protoplasma supérieur? (p. 581.)

On a dit que les racines ciliaires étaient des organes trophiques : c'est reprendre cette théorie sous une forme plus savante, que d'en faire des organes nécessaires à la préparation du mouvement. Or, elles ne sont pas nécessaires, puisqu'elles peuvent manquer; quand elles sont présentes, elles ne préparent pas spécialement le mouvement, puisqu'on les trouve en des points où il n'existe pas de cils vibratiles. Elles résultent d'une régularisation de la portion figurée du cytoplasma et n'acquièrent, du fait de cette régularisation, aucune supériorité. Aucune chromasie spéciale ne signale à notre attention les racines ciliaires; d'ailleurs la chromasie n'est pas, pour un organe, l'indice d'une supériorité. Il est singulier de voir que Prenant songe à donner, aux racines ciliaires, une supériorité sur les cils vibratiles. Le privilège qu'on accorde aux premières n'est pas plus justifié que l'exclusion des seconds. Si l'on veut voir, quelque part,

du protoplasma supérieur, c'est dans le cil vibratile qu'il faut le chercher.

Appendice. Le protoplasma supérieur en général. (p. 584.) Il existerait, suivant Prenant, un protoplasma supérieur spécial pour chaque fonction particulière, un pour la mitose, un pour préparer les vibrations ciliaires, un pour les contractions musculaires, un pour la conductibilité nerveuse, un pour le travail glandulaire.

Le soi-disant protoplasma supérieur de la mitose est du protoplasma normal, orienté sous l'action de forces spéciales ; les racines ciliaires correspondent à une régularisation secondaire, statique, du même protoplasma normal.

Le protoplasma supérieur des glandes, ou *ergastoplasma*, mérite une mention spéciale. C'est une formation contingente ; quand il existe, il est fait d'une substance intermédiaire entre le cytoplasma bien vivant et le produit sécrété, c'est-à-dire, très probablement, d'une substance inférieure.

L'ergastoplasma est une différenciation du reticulum général. Il constitue souvent des *filaments basaux*. C'est le même réticulum qui se différencie pour donner naissance aux fibrilles supérieures (racines de la brosse ou des cils), aux fibrilles inférieures ou *bâtonnets de* R. Heidenhain. Ces diverses formations sont susceptibles de posséder des compositions et de jouer des rôles très variables ; il n'y a aucune raison pour les réunir sous une dénomination commune, en les qualifiant, en bloc, de supérieures.

La théorie générale de Prenant, fondée sur des caractères purement morphologiques, doit être mise en parallèle avec une théorie due à Kassowitz, théorie qui, tout hypothétique qu'elle reste, aspire à posséder une valeur physiologique. Selon ce dernier auteur, sera supérieur le protoplasma qui, plus complexe et plus fragile, obéira plus vite à l'action des stimuli, et cela en se détruisant. La conception de Kassowitz est précise et rationnelle ; il faudra la soumettre au contrôle de l'expérience, sans se dissimuler qu'au lieu de supprimer le mystère de la vie, elle le rend plus profond encore.

§ II. — Les granulations basilaires. (p. 592.)

De même qu'on a voulu que les racines ciliaires préparent le mouvement vibratile, ou même y aident mécaniquement, on essaie de

donner aux granulations basilaires une fonction excitatrice de la vibration. Comme telles, on les compare aux centrosomes; on va même jusqu'à faire dériver les premières des seconds. Il y a lieu de faire connaître, tout d'abord, les définitions qui ont été données au sujet de ces diverses granulations.

A. — *Idées théoriques sur les granulations basilaires et les centrosomes* (p. 593).

1° *Rappel des diverses conceptions relatives aux centrosomes* (p. 593).

α). Le centrosome est un organe actif, nécessaire, permanent, un kinocentre cytoplasmique.

β). Il est actif, nécessaire, non permanent au sein du cytoplasma ; il sort du noyau au moment de fonctionner.

γ). Il est actif, provient soit du noyau, soit du cytoplasma : il n'est pas nécessaire : c'est une quintessence : quand il n'apparaît pas, l'archoplasma supplée à son absence.

δ). Il n'est ni permanent, ni nécessaire, ni même actif : c'est le résultat d'un croisement des fibrilles cytoplasmiques, ou bien il représente un point mort du champ biologique.

On voit que loin de pouvoir fournir un point d'appui solide pour une théorie de la granulation basilaire, la théorie du centrosome est, elle-même, aussi flottante qu'arbitraire.

2° *Les diverses conceptions relatives à la granulation basilaire* (p. 595).

En dehors de la théorie β, les diverses théories du centrosome peuvent sembler applicables à la granulation basilaire, à partir du moment où on compare entre eux ces organites.

Dans la théorie α, la granulation basilaire dérivera du centrosome, par une filiation directe. Le théorème de Lenhossek indiquait que le centrosome disparaissait en donnant naissance aux granulations : ce théorème, très illogique, puisqu'une cellule, douée d'un *kinocentre*, ne saurait s'en passer, est faux au point de vue expérimental.

La théorie γ a été soutenue implicitement par Prenant, sans toute-

fois que cet auteur considérât la granulation basilaire comme contingente.

C'est la théorie δ qui s'imposera, si la granulation, en même temps qu'elle apparaîtra comme contingente, se retrouve en des points où elle sera complètement inerte.

Au point de vue mécanique, la granulation, organite basilaire central, ne peut pas représenter l'organe excitateur du mouvement ciliaire : un tel organe devrait être dissymétrique : il faudrait qu'il y en eût un pour chaque génératrice active du cil.

B. — La théorie de la granulation basilaire envisagée expérimentalement, au point de vue centrosomatique (p. 598).

Si les cellules quiescentes ne possèdent, normalement, aucun *kinocentre*, les granulations basilaires, d'une part ne pourront pas en dériver, d'autre part n'auront aucun droit théorique a être, elles-mêmes, des *kinocentres*.

1°. *Le centrosome est-il un organe essentiel et permanent de la cellule au repos ?* (p. 598)

Les auteurs favorables à cette opinion fournissent souvent des motifs très insuffisants à l'appui de leur dire. Tantôt nous avons le droit de penser qu'ils n'ont pas vu de centrosomes du tout. Tantôt les centrosomes incontestables, dont ils ont constaté la présence, semblaient être là en vue d'une prochaine mitose. Tantôt ces centrosomes, loin de jouer un rôle dynamiquement actif, étaient visiblement en régression.

Parmi les auteurs défavorables, certains évitent de se prononcer. Fischer est très explicite, mais il s'appuie sur des raisons un peu indirectes, en prouvant qu'on peut, en provoquant des précipités de peptones, obtenir des organites semblables aux centrosomes.

Personnellement, je montre que je rencontre très fréquemment les centrosomes des auteurs ; mais que ces granules ne sont point des corpuscules centraux. Ils sont inconstants ; ils se rencontrent en des places quelconques, jusqu'au sein de la chitine, avec des formes quelconques, depuis le diplosome classique jusqu'aux concrétions les plus irrégulières, en nombre très variable. Des granulations parfaitement

sphériques, beaucoup trop grosses pour être considérées comme des centrosomes, sont susceptibles de se montrer sous forme de diplosomes, ce qui prouve qu'il n'y a pas lieu d'attacher une importance spéciale à cette disposition géminée, qui a si fort frappé les cytologistes.

Voilà pour les granules. Il y a aussi lieu de faire la critique des sphères claires dont on a voulu faire un archoplasma. Or elles n'y ressemblent pas du tout. Autour d'elles, le cytoplasma ne montre pas, par son allure, qu'il subisse une influence dynamique quelconque : il cherche simplement à isoler, dans une vacuole, un produit qui lui est étranger.

Cas spécial où les sphères grandissent au point de dévorer tout le cytoplasma et même le noyau : les soi-disant centrosomes de Joseph, chez l'*Amphioxus*.

2°. *Les centrosomes vrais peuvent-ils contracter, avec les granulations basilaires, des relations précises ?* (p. 609).

a). *Cas des cellules germinales et des Protistes* (p. 609). Parfois il y a coïncidence (spermatocytes des Lépidoptères, spermatozoïdes) ; parfois il y a dérivation certaine (anthérozoïdes, spermatozoïdes vermiformes de la Paludine, Noctiluque). Tel est le vrai point d'appui de la théorie. Mais, dans d'autres cas, non moins nets, la granulation basilaire de la cellule germinale ou du Protiste ne peut pas être un centrosome, car elle reste inactive, tandis qu'une mitose s'accomplit à ses côtés (Trypanosomes). Dans d'autres cas encore, elle ne peut pas dériver d'un centrosome, car l'animal ne possède pas, dans sa mitose, de centrosome individualisé (divers Infusoires, flagellés ou ciliés.)

Ces derniers exemples affaiblissent la signification des premiers. Il y aurait, dès lors, lieu de rechercher si les coïncidences observées ne s'expliqueraient pas, tout aussi bien, dans le sens de la théorie δ que dans celui de la théorie α.

b). *Cas des cellules épithéliales* (p. 613). Les exemples décrits par Benda ne paraissent pas très satisfaisants. Il convient de les mettre en parallèle avec les résultats que j'ai obtenus, à propos de certaines cellules branchiales de l'*Unio*.

c). *Le centrocil* (p. 613). Je ne possède aucune donnée précise à son sujet.

C. — *Etude expérimentale intrinsèque de la granulation basilaire* (p. 615).

Ma critique est parallèle à celle que j'ai faite à propos des racines ciliaires.

1°. *La granulation basilaire du cil vibratile est une formation contingente* (p. 615).

Il y a lieu de fortifier, à ce sujet, certaines observations récentes, d'autant plus que des cytologistes, adversaires de la théorie centrosomatique de la granulation basilaire, n'en seront pas moins partisans de son rôle cinétique et la jugeront nécessaire. Fischer nie, très explicitement, le rôle moteur de la granulation, mais il ne donne aucune raison à l'appui de son opposition.

Mes préparations prouvent que la granulation manque souvent. Elle n'est pas un organe défini, dont on puisse nettement, soit affirmer, soit nier l'existence : bien souvent elle est si petite ou si faiblement chromatique qu'on est embarrassé pour conclure soit à sa présence, soit à son absence. Quand elle existe, elle est très variable dans ses dimensions.

Voici quelques cas spéciaux :

a). *Les granulations inférieures et les granulations supérieures de la bordure en brosse ciliée* (p. 620). Tantôt il y n'y en a qu'une, et elle peut être en bas ou en haut ; tantôt il y en a deux. Quand il y en a deux, elle peuvent posséder des caractères histochimiques identiques ou différents. Tous les cas possibles se présentent, parfois, sur une seule préparation. Il est visible qu'il n'y a là aucune règle fixe : la granulation indique simplement la présence d'une substance, chimiquement définie, il est vrai, mais qui peut varier ou manquer, sans que la contractilité du cil s'en trouve modifiée.

b). *Les plaques ectoplasmiques* (p. 621). En dehors des plaques qui résultent d'une fusion de granulations contiguës, on trouve des zones chromatiques qui n'ont aucun rapport possible avec des centrosomes. Tantôt elles affectent une forme générale très définie, ce qui prouve qu'elles ne représentent pas un complexe d'organites ; tantôt elles correspondent à une zone chimiquement définie, mais sans consistance morphologique. Dans un troisième cas, il s'agit de plaques

qui sont en continuité parfaite de substance avec le cil, qui se perdent peu à peu sur les bords de la cellule. De dimensions relatives, considérables parfois (*Cf.* plaques en lancette des Cténophores), elles représentent une insertion ciliaire étalée. Si le centrosome existait, c'est en dessous de ces plaques qu'on devrait le rencontrer ; or on ne l'y trouve pas.

2°. *La granulation basilaire se rencontre ailleurs qu'au pied des cils vibratiles* (p. 623).

a). *Cas des bordures en brosse* (p. 623). Il est classique qu'il se trouve souvent des granulations à la base de la bordure en brosse. Si donc on veut donner aux granulations basilaires des cils, à l'exclusion de celles de la brosse, un caractère dynamique, il faut qu'on leur découvre une supériorité. On peut la chercher dans les caractères, soit histochimiques, soit morphologiques. Mais, à l'un ou à l'autre de ces points de vue, les granulations des cils vibratiles ne possèdent aucune propriété spécifique.

Ainsi donc, la théorie phylogénétique de la bordure en brosse, en défaut lorsqu'on examine le plateau lui-même, en défaut pour ce qui concerne les fibrilles intracytoplasmiques radicales, est non moins en défaut quand on passe à l'étude des granulations. Autrement dit et pour trancher définitivement ce problème : la bordure en brosse n'est point un *souvenir* d'une bordure ciliée : ses racines et ses granulations ne sont point des résidus, devenus inertes, d'organites qui seraient actifs dans les bordures vibratiles.

b). *Cas des cils immobiles* (p. 627). — Non moins que les bordures en brosse, les cils immobiles sont capables de posséder des granulations basilaires, lesquelles sont parfois très belles. Il est d'ailleurs indifférent, à ce point de vue, que le cil fasse, ou non, partie intégrante d'un organe sensitif.

Idée générale du Chap. II (p. 629). — Les racines ciliaires et les granulations basilaires ne sont point normalement des organes actifs annexes de l'appareil vibratile, lequel n'en a aucun besoin pour fonctionner.

D'une part, il faudra pousser aussi loin que possible, dans chaque cas concret, l'étude des formations fibrillaires ou des granulations, considérées en elles-mêmes et envisagées comme étant l'expression

de l'état, dynamique ou statique, de l'énergide ; d'autre part il faudra rechercher, par la voie de l'observation directe, quelles sont les propriétés réelles du cil vibratile. En persistant à confondre le cil, ainsi que les racines ciliaires ou les granulations, dans une même étude, on fait doublement fausse route.

Or, pour ce qui est du cil, l'analyse, soit morphologique, soit histo-chimique, se trouve arrêtée pour l'instant : d'ailleurs, en elle-même, toute analyse est fondamentalement impuissante, parce qu'elle est uniquement destructive. L'observation physiologique seule nous procurera les connaissances qu'il est actuellement possible d'acquérir sur le fonctionnement de l'appareil ciliaire.

CHAPITRE III. — L'APPAREIL VIBRATILE DANS SON FONCTIONNEMENT BIOLOGIQUE (p. 631).

L'être meut-il ses cils vibratiles, en vertu d'une force coordinatrice biologique ?

§ I. — Historique de la question (p. 632).

A. — L'activité de l'être et la confection de l'appareil ciliaire (p. 632).

Si l'être biologique est capable d'employer sa force, morphogène et trophique, à fabriquer, en vertu d'ordres centraux, un appareil vibratile, il est vraisemblable que, cet appareil ainsi confectionné, il pourra le mouvoir.

Rappel des remarquables observations faites sur les Infusoires tentaculifères, qui peuvent, à volonté, rentrer leur appareil suceur et leur tige de fixation, pour développer un appareil vibratile, analogue à celui qu'ils possédaient à l'état larvaire.

Rappel des observations relatives à l'apparition secondaire d'un appareil vibratile péritonéal, au moment de la maturité des ovules. Mes observations ont précisé les conditions cytologiques de cette transformation épithéliale.

B. — Les travaux en faveur de la coordination des mouvements vibratiles (p. 635).

Un certain nombre d'observateurs ont apporté, à l'appui de cette thèse, des faits parfaitement nets, recueillis chez les Protistes. Ces

observateurs se sont comportés en positivistes et n'ont interposé aucune théorie *a priori* entre eux et la nature. Le fait seul de la course agile que les Infusoires Hypotriches sont capables d'exécuter sur des sols inégaux, fait connu de tous les naturalistes, suffirait à trancher la question en faveur de la coordination. Même chez des Flagellés, on a constaté des faits indiscutables qui obligent à conclure dans le même sens.

Quoique les cils épithéliaux des Métazoaires supérieurs soient, d'une façon classique, soustraits à l'action directe du système nerveux cérébro-spinal (et même, semble-t-il, indépendants du système sympathique), on connaît, chez des Métazoaires moins élevés en organisation, certains faits qui prouvent que leurs cils obéissent à des ordres donnés par le cytoplasma. (Cœlentérés : expériences de Parker : obervations relatives aux palettes des Cténophores). Chez les Mollusques, on a constaté que le mouvement ciliaire était capable de changer de sens brusquement.

C. — Analyse et critique des mémoires hostiles à la coordination (p. 639).

Quelques auteurs récents soutiennent que les cils vibratiles n'obéissent qu'à des actions de surface, à des stimuli immédiats. Il est nécessaire de connaître et de discuter les raisons qu'ils font valoir.

Pour ces naturalistes, la question se limite au cas des Protistes. En effet ils estiment que, chez les Métazoaires, il est déjà démontré que les cils restent soustraits à tout influence biologique directrice.

Cela posé, quand ils observent des Protistes, ils considèrent, par avance, que ces êtres doivent être dépourvus de propriétés psychiques, coordinatrices et motrices. Voici quel est leur raisonnement : l'être monocellulaire est une substance chimique, ou un agrégat de substances chimiques, dépourvu de toute qualité supérieure aux propriétés de la matière minérale. Ce qui donne aux êtres les plus perfectionnés leurs propriétés psychiques, c'est simplement le fait qu'ils sont pluricellulaires ; les réactions, effectuées entre les cellules, acquièrent un degré extrême de complication ; cette complication nous fait croire que ces êtres possèdent des propriétés d'un autre ordre que celles de la matière minérale ; en réalité, il n'en est rien.

Nous n'examinons pas, ici, quelle est la portée de cette affirmation *a priori*, savoir qu'un être quelconque n'a pas le droit de posséder des qualités qui manquent essentiellement à ses éléments formateurs. (idée fondamentale de toute doctrine *mécaniste*). Nous ne nous attardons pas à comprendre pourquoi, si toute matière est douée de propriétés psychiques (*mécanisme hylozoïste, Cf.* Verworn), les Protistes en resteront privés; nous ne nous demanderons pas comment, si la matière minérale est, au contraire, dépourvue de propriétés psychiques et, d'une façon plus générale, de toute qualité, autre que le mouvement actuel (*mécanisme radical*), les êtres supérieurs, par le seul fait qu'ils seront pluricellulaires, deviendront capables de perceptions, d'associations d'idées, etc... Ce qui nous intéresse surtout actuellement, c'est de savoir sur quelles expériences les adversaires de la coordination peuvent s'appuyer.

Il nous a semblé évident que les auteurs en question, d'une part, avaient méconnu un certain nombre de faits qui ne paraissent pas exceptionnels, d'autre part avaient faussé la conclusion qu'il convenait de tirer des faits qu'ils connaissaient. A ce dernier point de vue, l'erreur la plus caractéristique a été commise par Verworn. Ce biologiste veut ramener, à des mouvements métachroniques, toutes celles des vibrations dans lesquelles il ne peut pas se refuser à apercevoir une coordination : après quoi il veut expliquer le fait lui-même du métachronisme par l'intervention d'un dispositif purement mécanique. Il échoue d'une façon complète dans ces deux tentatives.

§ II. — Observations personnelles (p. 652).

Protistes (p. 653). — Les observations que j'ai faites sur les Infusoires ciliés m'ont conduit aux conclusions suivantes :

1°. Un Protiste transmet à ses cils des ordres de mouvements coordonnés.

2°. Même des cils qui, comme les membranelles du péristome, paraîtraient organisés pour n'exécuter que des mouvements métachroniques dans un certain plan, sont capables d'exécuter des mouvements synchroniques, dans un plan rectangulaire et, dans ce nouveau plan, dans deux directions opposées. La vibration métachronique des membranelles est donc bien le fait d'une action nerveuse, puisqu'une autre action, qui ne peut être que nerveuse, la transforme en une vibration toute différente.

3°. Non seulement un Infusoire exécute, en vertu d'une force biologique coordinatrice, une série de mouvements qui lui sont habituels ; mais il peut exécuter des mouvements tout autres adaptés à des circonstances spéciales. Il est possible d'observer des mouvements, combinés d'une façon, en apparence, aussi intentionnelle que les mouvements tout pareils qu'exécutent les animaux supérieurs.

Sans que nous ayons la moindre envie de raisonner sur les *qualités intellectuelles* des Protistes, nous avons le droit de leur accorder une *vie psychique*, car ils possèdent la *coordination motrice*, en raison de laquelle, chez les êtres différents de l'Homme, nous concluons à l'existence des phénomènes psychiques.

En conséquence, nous devons admettre, comme un fait, qu'un être monocellulaire est, en dignité biologique, l'égal d'un Métazoaire et nous devons écarter les théories qui chercheraient à prévaloir contre ce fait. Mais le fait lui-même ne doit pas nous surprendre, car, *a priori*, on pouvait se douter qu'une *qualité psychique*, qui ferait défaut à la matière d'une cellule unique, ne trouverait pas, dans le seul groupement des énergides cellulaires, une raison suffisante pour apparaître.

Cœlentérés (p. 656). — J'ai pu confirmer et étendre les observations de Parker, prouvant qu'une Actinie dirige, par des réflexes nerveux, le mouvement de ses cils vibratiles.

Mollusques (p. 659). — Chez des larves véligères, j'ai constaté que l'animal mouvait lui-même les cils de son voile ou de son pied, et, pour ce qui est des cirrhes du voile, qu'il les mouvait d'une façon aussi précise qu'un être supérieur peut contracter les muscles de ses appendices.

A partir de cet exemple, nous passons (p. 661) à l'étude de cils qui sont soustraits, en totalité ou en partie, à l'action de la volonté. Néanmoins, en analysant les changements de rythme et de sens qui s'effectuent chez les cils des palpes de l'Anodonte, nous concluons à l'existence de mouvements coordonnés, soumis encore à l'action motrice du cytoplasma épithélial.

Un certain nombre d'observations (p. 665), faites sur différents animaux, nous prouvent que, souvent, le mouvement ciliaire s'arrête bien avant la mort du protoplasma, et cela parfois dans des conditions qui font penser que l'arrêt de la vibration est l'effet d'un trouble nerveux (section de la queue chez les larves d'Amphibiens).

Enfin (p. 668), dans les cas où nous ne rencontrons, pour nous guider, aucune particularité remarquable du mouvement ciliaire, nous ne restons pas désarmés : il est, en effet, évident que, si les cils épithéliaux vibrent, dans les canaux glandulaires ou ailleurs, dans un sens déterminé, ils doivent la régularisation de leur effet mécanique, non pas à des actions de surface qui ne sont pas orientées, mais bien à une action directrice profonde qu'exerce le cytoplasma.

On aurait pu penser, d'une façon générale, que les cils vibraient, partout, dans une direction que déterminerait une structure préétablie. S'il en avait été ainsi, on aurait pu parler d'une action motrice, mais non pas d'une action directrice exercée par le cytoplasma. Nos observations prouvent que le cil est, très souvent, capable de battre activement dans des directions variables. Le cytoplasma est donc, à la fois, l'agent moteur et l'agent directeur du mouvement ciliaire. Chez les êtres inférieurs, l'être pourra agir sur ses cils vibratiles, comme moteur conscient, chez les êtres supérieurs, il n'agira plus que comme agent, inconscient, de la coordination biologique.

CONCLUSION GÉNÉRALE DU MÉMOIRE.

Nous l'avons vu dans le chapitre III : qu'il s'agisse d'un phénomène psychique conscient, ou d'un phénomène de coordination inconsciente, l'être meut ses cils. En plus, certains êtres (Tentaculifères), confectionnent un appareil ciliaire, chez l'adulte, en vertu d'un ordre psychique, tout comme le fait l'embryon, en vertu d'un acte simplement trophique. *L'acte psychique et l'acte trophique sont donc, fondamentalement, de même nature.*

De la sorte, notre chapitre III, consacré principalement à l'étude de la *coordination motrice*, se relie de lui-même à notre chapitre I, au cours duquel nous avons réparti, dans un ordre cytologique, les faits de *coordination trophique* que nous avions rencontrés, auparavant, en décrivant nos préparations[1].

[1] On voudra bien, dans la première partie, se reporter principalement aux observations suivantes :

Chez le Chironome larvaire, laminoir, pages 384-385 ; épithélium spécial du ventricule chylifique, section I, page 390-391 ; épithélium de l'intestin terminal, section II, page 395. — Chez le Ver-à-soie, épithélium de l'intestin moyen, page 399; valvule cardiaque, page 402 ; conduits excréteurs des glandes de la soie, page 405. — Bec d

Il devient, ainsi, manifeste que le sens général de notre mémoire consiste dans un effort, fait par nous, pour mettre à son rang, c'est-à-dire au premier rang, le rôle de la coordination biologique. Cette coordination est bien une force, *unificatrice de la matière de l'être*, réglant, à la fois, l'assimilation (qui réalise l'énergide avec sa masse, sa structure et sa charge en potentiel), et les dépenses que va effectuer l'être en matière et en travail.

Pour partie, l'œuvre de la coordination biologique s'effectue, dans chaque être, d'une manière inconsciente. N'étaient les multiples faits d'observation, dans lesquels la coordination manifeste son pouvoir, il semble que notre intelligence, cherchant à l'objectiver, n'étreindrait que le vide. Pour partie cependant, dans les limites de notre vie psychique, nous saisissons, directement, l'existence de cette force, et cela, par la voie de l'introspection.

Bien entendu, nous ne nous sommes occupé, dans ce mémoire, que de ce que peut nous apprendre l'observation, telle que doit la pratiquer un naturaliste.

Synthétisons, cependant, les résultats que fournissent les deux méthodes de l'observation et de l'introspection : nous parviendrons à entrevoir quelle est la portée du mot *individu*. Nous n'aurons, de la valeur de ce terme, qu'une compréhension encore obscure ; mais nous aurons le devoir de faire de nouveaux efforts pour préciser une notion indispensable, notion que nous pouvons, pour le moment, tenter d'exprimer dans la formule suivante :

L'individu est une force qui cherche à entrer en tension : la vie est l'acte de cette force.

Qu'est-ce qu'une force ? D'où vient une force ? Telles sont les questions que nous reprendrons ultérieurement.

l'embryon de *Sepia*, pages 422-425. — Chez le *Pecten*, épithélium du rectum, page 427 ; épithélium des tentacules palléaux, page 430 ; filaments branchiaux, page 433. — Epithélium branchial des Acéphales, page 438. — Fentes branchiales des Tuniciers, page 456.

Dans le chapitre I de notre seconde partie, nous avions rattaché, au travail biologique spécifique, la constitution des bordures en brosse en général, la formation des cuticules, y compris les membranes péritrophiques, considérées dans leurs propriétés chimiques, leur structure et leurs caractères morphologiques ; enfin nous avons rappelé comment se pose, biologiquement, le problème essentiel de la sécrétion.

FIN

TABLE BIBLIOGRAPHIQUE

NOTES ET TRAVAUX PRÉLIMINAIRES DE L'AUTEUR

1899 *a.* VIGNON (P.), Sur l'histologie du tube digestif de la larve de *Chironomus plumosus*. (*C. R. Acad. Sci.*, CXXVIII, 1596-1598.)

— *b.* — Les canalicules urinaires chez les Vertébrés. (*Année biol.*, III, 277-301, 18 fig.)

— *c.* — Critique de la théorie vésiculaire de la sécrétion. (*Arch. Zool. exp.* (3), VII, *Notes et Revue*, p. XVII-XXV, 2 fig.)

1900 *a.* — Différenciations cytoplasmiques, cils vibratiles et cuticules. (*Ibid.* (3), VIII, *Notes et Revue*, p. III-XVII, 7 fig.)

— *b.* — Les cils vibratiles. (*Causeries sci. Soc. zool. France*, 1900, n° 3, 37-72, 8 fig.)

— *c.* — Sur la signification des granulations basilaires des cils. (*C. R. Acad. Sci.*, CXXXI, 1232-1234.)

— *d.* — La notion de force, le principe de l'énergie et la Biologie générale, à propos d'un livre récent. (*Causeries sci. Soc. zool. France*, 1900, n° 7, 245-280, 1 fig.)

1901 *a.* — Sur l'histologie de la branchie et du tube digestif, chez les Ascidies. (*C. R. Acad. Sci.*, CXXXII, 714-716.)

— *b.* — Sur les cils des Cténophores et les insertions ciliaires en général. (*Ibid.*, 1316-1318.)

— *c.* — Sur les centrosomes épithéliaux. (*Ibid.*, CXXXIII, 52-54.)

— *d.* — Sur l'histologie du Ver-à-soie (note préliminaire). (*Bull. Soc. zool. France*, XXVI, 111-115.)

CHAPITRE Ier. — L'APPAREIL PARIÉTAL PROTECTEUR

§ Ier. — La bordure en brosse

1890. ADLERZ (G.), Om digestionssekretionen jemte nagra dermed sammanhängande fenomen hos Insekter och Myriopoder. *Bihang till K. Svenska Vet. (Akad., Handlingar*, XVI, Afd. 4, n° 2, 51 p., 5 pl.) (Cité d'après VOINOV, **1898**.)

1901. ANGLAS (J.), Observations sur les métamorphoses internes de la Guêpe et de l'Abeille. (*Bull. Sci. France et Belgique*, XXXIV, 363-173, 5 pl.)

1884. Apathy (St.), Tanulmany a Najadeak Szövettanarol (*Értekezések a Természettudomanyok Körebol, Kiadja a M. T. Akad*, XVI, Köt. VIII, f. 1881, 121 p., 102 fig.) (Cité d'après Apathy, **1887.**)

1887. — Studien über die Histologie der Najaden. (*Biol. Centrbl.*, VII, 621-630.) (Résumé du précédent.)

1897. — Das leitende Element des Nervensystems und seine topographische Beziehungen zu den Zellen. (*Mitth. Neapel*, XII, 497-748, 10 pl.) Voy. spécialement : Das leitende Element in den Flimmerzellen (p. 697-707, pl. 26 et 32).

1899. Benda, Weitere Mittheilungen über die Mitochondria. (*Verh. physiol. Ges. Berlin*, n° 4-7.)

1875. Benjamins, Geschiedenis von der Histologie der *villi intestinales*. (*Akademisch Proefschrift.*) (Cité d'après Studnicka, **1898.**)

1859. Boll, Beiträge zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus (*Arch. m kr. Anat.*, VI, *supplément*, 1-112, 1 pl.)

1895. Bordas, Appareil glandulaire des Hyménoptères. (*Ann. Sci. Nat. Zool.* (7), XIX, 1-362, 11 pl.)

1898. — Appareil digestif des Orthoptères. (*Ibid.* (8), V, 1-208, 12 pl.)

1900. — Sur le revêtement épithélial cilié de l'intestin moyen et des cœcums intestinaux chez les Insectes. (*Bull. Soc. entom. France*, n° 2, 25-27.)

1857. Brettauer et Steinach, Untersuchungen über das Cylinderepithelium der Darmzotten und die Beziehung zur Fettresorption. (*S.-B. Akad. Wien*, XXIII, Hft 1/2, 303-312, 1 pl.).

1866. Eberth, Zur Kenntniss des feineren Baues der Flimmerepithelien (*Arch. path. Anat.*, XXXV, 477-478.)

1880. Engelmann (Th.-W.). Zur Anatomie und Physiologie der Flimmerzellen. (*Arch. ges. Physiol.*, XXIII, 505-534, 1 pl.)

1898. — Cils vibratiles. (*Dict. Phys.* Ch. Richet, III, 785-798, 5 fig.)

1870. Flemming (W.). Untersuchungen über Sinnesepithelien der Mollusken. (*Arch. mikr. Anat.*, VI, 139-469, 2 pl.)

1898 — Ueber Cutikularsæume und ihren Bau, und die physiologischen Hypothesen über Fettresorption im Darm. (*Münch. med. Wochenschrift*, n° 48, 1546-1547.)

1877. Fortunatow, Ueber die Fettresorption und histologische Structur der Dünndarmzotten. (*Arch. ges. Physiol.*, XIV, 285-292.)

1886 *b.* Frenzel. Zum feineren Bau des Wimperapparats. (*Arch. mikr. Anat.*, XXVIII, 53-77, 1 pl.)

1885. Gaffron (E.). Beiträge zur Anatomie und Histologie von *Peripatus*. (*Zool. Beiträge*, I, 33-56, 6 pl. ; II, 115-160, 6 pl.)

1890. Gehuchten (Van), Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la larve de *Ptychoptera contaminata* (*Cellule*, VI, 185-289, 6 pl.)

1891. — Le mécanisme de la sécrétion. (*Anat. Anzeiger*, VI, 12-25, 7 fig.)

1893. — Contribution à l'étude du mécanisme de l'excrétion glandulaire (*Cellule*, IX, 95-116, 1 pl.)

1897. Graf (A.), The physiology of excretion. (*Biol. lectures mar. biol. lab. Wood's Hall*, 89-107, 23 fig.)

1891. Graff (L. de), Sur l'organisation des Turbellariés acœles. (*Arch. Zool. exp.* (2), IX, 1-12.)

1892. Grenwood, On retractile Cilia in the intestine of *Lumbricus terrestris* (*J. Physiol. Cambridge*, XIII, 239-259, 1 pl.)

1900. Gurwitsch, Zur Entwicklung der Flimmerzellen. (*Anat. Anzeiger*, XVII, 49-58, 5 fig.)

1901 *a.* — Die Vorstufen der Flimmerzellen und ihre Beziehungen zu Schleimzellen. (*Ibid.*, XIX, 41-48, 1 fig.)

— *b.* — Studien über Flimmerzellen. I. Histogenese der Flimmerzellen. (*Arch. mik. Anat.*, LI, 181-225, 3 pl.)

1884-1885. Hammann (O.), Beiträge zur Histologie der Echinodermen. Heft 1, die Holothurien, 100 p., 6 pl.; Heft 2, die Asterien, 126 p., 7 pl. (Iena, Fischer.)

1878. Hatschek (B.). Studien über die Entwicklung der Anneliden. (*Arb. zool. Inst. Wien*, I. Heft 3, 277-401.)

1888 Heidenhain (R.), Beiträge zur Histologie und Physiologie der Dünndarmschleimhaut. (*Arch. ges. Physiol.*, XLIII, *Suppl.*, 103 p., 4 pl.)

1899 *a.* Heidenhain (M.), Beiträge zur Aufklärung des wahren Wesens der faserförmigen Differenzirung. (*Anat. Anz.*, XVI, 97-131, 14 fig.)

— *b.* — Ueber die Structur der Darmepithelzellen (*S.-B. phys. méd. Ges.*, n° 1, 16; n° 2, 17-32; n° 3, 33-36.)

— *c.* — Idem (*Arch. mikr. Anat.*, LIV, 181-222, 2 pl.)

1900. — Ueber die Entstehung der Schleimpröpfe beim Oberflächenepithel des Magens. (*Anat. Anzeiger*, XVIII, 417-425.)

1896. Henneguy (F.), Leçons sur la cellule. (489 p., 362 fig.)

1883. Jacobi (R.), Anatomisch-histologische Untersuchung der Polydoren der Kielerbucht. (*Inaug. Diss.*, Kiel, 32 p. 2 pl.)

1884. Jijima (I.), Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der süsswasser Dendrocœlen. (*Zsch. wiss. Zool.* XL, 359-464, 4 pl.)

1899. Lécaillon (A.), Sur les prolongements ciliformes de certaines cellules du Cousin adulte (*Culex pipiens*). (*Bull. Soc. entom. France*, n° 18, 353-354.)

1899. Léger (L.) et Hagenmuller (P.), Sur la structure des tubes de Malpighi chez quelques Coléoptères ténébrionides. (*Ibid.* n° 11, 192-194.)

1898. Lenhossek (M. von), Ueber Flimmerzellen. (*Anat. Anzeiger*, XIV, *Erg. heft*, 106-128, 3 fig.)

1857 Leydig, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. (Frankfurt). (1866 Trad. Lahillonne, Paris, 629 p. 276 fig.)

1863 — Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere. (*Bonn*, 171 p., 8 pl.)

1878 Lorenz, Untersuchungen über den Bürstensaum und dessen Bedeutung an normalen und pathologischen Nieren. (*Zschr. klin. Medizin*, XV, 400-440, 1 pl.)

1866. Marchi (P.), Beobachtungen über Wimperepithel. (*Arch. mikr. Anat.*, II, 167-171, 1 pl.)

1888. Maurice (Cu.), Etude monographique d'une espèce d'Ascidie composée (*Fragaroides aurantiacum*). (*Arch. Biol.*, VIII, 205-195, 7 pl.)

1899 Meves (Fr.). Ueber den Einfluss der Zelltheilung auf den Sekretionsvorgang, nach Beobachtungen an der Niere der Salamanderlarve. (*Festschr. C. von Kupffer*, Iena, G. Fischer, 57-62, 1 pl.)

1882. Meyer (E.), Zur Anatomie und Histologie von *Polyophthalmus pictus*, Clap. (*Arch. mikr. Anat.*, XXI, 769-823, 2 pl.)

1889. Mingazzini (P.), Ricerche sul tubo digerente dei Lamellicorni fitofagi. Insetti perfetti. (*Bull. Soc. natur. Napoli*, III, 24-30), et (*Mitth. Neapel*, 1-167, 4 pl.; 266-302, 3 pl.)

1878. Nussbaum (M.), Fortgesetzte Untersuchungen über die Secretion der Niere (*Arch. ges. Physiol.*, XVII, 580-591, 1 pl.)

1880 Pfitzner, Die Epidermis der Amphibien. (*Morph. Jahrbuch.*, VI, 469-523, 2 pl.)

1899 *a*. Prenant, Cellules vibratiles et cellules à plateau. (*Bibliogr. anat.*, VII. 21-38.)

— *b*. — Sur le protoplasma supérieur (archoplasma, kinoplasma, ergastoplasma), étude critique. (*Journ. Anat. Physiol.*, XXXIV, n° 6, 657-705; XXXV, n° 1; n° 2, 169-231; n° 4, 408-466; n° 5, 618-650.)

— *c*. — Cils intracellulaires dans les éléments visuels des Hirudinées. (*C. R. Soc. Biol.* (11), I, 321-325.)

1900. — Notes cytologiques. — Contribution à l'étude des cellules ciliées et des éléments analogues. 1° Cellules visuelles des Hirudinées; cils intracellulaires. (*Arch. Anat. micr.*, III, 101-115, 1 pl.)

1896. Racovitza. Le lobe céphalique et l'encéphale des Annélides Polychètes. Anatomie, morphologie, physiologie. (*Arch. Zool. exp.* (3), IV, 133-325, 5 pl.)

1887. Raschke, Zur Anatomie und Histologie der Larve von *Culex nemorosus*. (*Zool. Anzeiger*, X, 18-19), et (*Arch. Naturgesch.*, LIII, 133-163, 2 pl.)

1896. Rengel (C.), Ueber die Veränderungen des Darmepithels bei *Tenebrio molitor* wæhrend der Metamorphose (*Zeitsschr. wiss. Zool.*, LXII, 1-60, 1 pl.)

1901 Reuter (K.), Zur Frage der Darmresorption. (*Anat. Anzeiger*, XIX, 198-203.)

1891. Rothstein, Zur Kenntniss der Nierenepithelien (*Verh. biol. Ver. in Stockholm*, III, 53-63, 1 pl.)

1892. Samassa, Zur Histologie der Ctenophoren (*Arch. mikr. Anat.*, XL, 157-238, 4 pl.)

1895. Sauer, Neue Untersuchungen über das Nierenepithel und sein Verhalten bei der Harnabsonderung. (*Arch. mikr. Anat.*, XLVI, 109-116, 1 pl.)

1891. Schiefferdecker (P.) et Kossel (A.), Gewebelehre mit besonderer Berücksichtigung des menschlichen Körpers. (420 p., 211 fig., Braunschweig.)

1882 Schmidt (C.), Ueber eigenthümliche aus dem Flimmerepithel hervorgehende Gebilde. (*Arch. mikr. Anat.*, XX, 123-126.)

1896 *a*. Schulze (F.-E.), Zellmembran, Pellicula, Cuticula und Crusta. (*Anat. Anzeiger*, XIII, *Ergheft*, 27-32.)

1888 Sedgwick, A monograph on the species and distribution of the *genus Peripatus* (Guilding). (*Quart. J. micr. Sci* (3), XXVIII, 431-489, 7 pl.)

1898. Simon (Ch.), Contribution à l'étude de la sécrétion rénale. (*C.-R. Soc. biol. Paris* (10), V, 443-444.)

1881. Sochaczewer, Das Riechorgan der Landpulmonaten. (*Zeitschr. wiss. Zool.*, XXXV, 30-46, 1 pl.)

1898. Studnicka (F.-K), Ueber die intercellularen Verbindungen, den sog. Cuticularsaum und den Flimmerbesatz der Zellen (*S.-B. böhm. Ges. Wiss.*, n° XXII, 53 p.)

1899 — Ueber Flimmer und Cuticularzellen mit besonderer Berücksichtigung der Centrosomenfrage. (*Ibid.*, n° XXXV, 22 p., 1 pl.)

1874 Thanhoffer (Von), Beiträge zur Fettresorption und histologischen Structur der Dünndarmzotten. (*Arch. ges. Physiol.*, VIII, 391-443, 1 pl.)

1899 *a*. Theohari, Note sur la structure fine de l'épithélium des tubes contournés du rein. (*C.-R. Soc. biol. Paris*, (11), I, 955-956.)

1900. — Etude sur la structure fine de l'épithélium des tubes contournés du rein à l'état normal et à l'état pathologique. (*J. Anat. Physiol.*, XXXVI, 217-251, 1 pl.)

1886 Tornier, Ueber Bürstenbesætze an Drüsenepithelien (*Arch. mikr. Anat.*, XXVII, 181-191, 1 pl.)

1898. Trambusti (A.). Le mécanisme de sécrétion et d'exerétion des cellules rénales en conditions normales et en conditions pathologiques (*Arch. ital. Biol.*, XXX, 126-136, 1 fig.)

1899. — *Id.* (*Centrbl. allg. Path. Anat.*, X, 8-16, 1 fig.)

1894 Vejdovsky, Organogenie der Gordiiden. Zugleich ein Beitrag zur Kenntniss der Metamorphose und Biologie der Zelle. (*Zschr. wiss. Zool.*, LVII 612-699, 3 fig., 4 pl.)

1895. Verworn, Allgemeine Physiologie. (571 p., 268 fig.)

1883. Wiedersheim, Ueber die mecanische Aufnahme der Nahrungsmittel in die Darmschleimhaut. (*Fschr. 56 Vers. deutsche Naturf. Aerzte Freiburg*, p. 49-66).

1898. Wolff (A.), Ein Beitrag zur Kenntniss der Structur der Cuticularmembranen. (*Anat. Anzeiger*, V, 148-151.)

1898. Zimmermann (K.-W.), Beiträge zur Kenntniss einiger Drüsen und Epithelien. (*Arch. mikr. Anat.*, LII, 552-698, 3 pl.

§ II. — Les plateaux alvéolaires ou spumeux.

1899. Jameson (H.-L.), Contribution to the Anatomy and Histology of *Thalassema neptuni* (Gaertner). (*Zool. Jahrb. Anat.*, XII, 535-566, 5 fig., 3 pl.)

1900 Joseph. Beiträge zur Histologie des *Amphioxus*. (*Arb. zool. Inst. Wien*, XII, 1-32, 2 pl.)

1876. Langerhans (P.). Zur Anatomie des *Amphioxus lanceolatus*. (*Arch. mikr. Anat.*, XII, 290-348, 3 pl.)

1856 Leuckart, Porenkanälchen in den Epidermiszellen von *Ammocœtes*. (*Abh. phys. med. Ges. Würzburg.*) [?]

1858. Leuckart et Pagenstecher. Untersuchungen über niedere Seethiere. (*Arch. Phys. wiss. Med.*, 558-610, 6 pl.)

1873. Leydig, Ueber die äusseren Bedeckungen der Reptilien und Amphibien. (*Arch. mikr. Anat.*, IX, 753-794, 1 pl.)

1876. — Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. (*Ibid.*, XII, 119-242.)

1880. Pfitzner (*Cf.* chap. I, § 1).

1897. Renaut, Traité d'histologie pratique. II, fasc. 1, Les épithéliums. L'ectoderme tégumentaire. (605 p., 248 fig.)

1837. Schulze (F.-E.), Epithel und Drüzenzellen. (*Arch. mikr. Anat.*, III, 137-197, 7 pl.)

1869. — Ueber cuticulære Bildungen und Verhornung von Epithelzellen bei Wirbelthieren. (*Ibid.*, V, 295-314, 2 pl.)

1896 *b.* — Ueber die Verbindung von Epidermiszellen untereinander. (*S.-B. Akad. Berlin* (2), II, 971-983, 1 pl.)

1897. Studnicka (F.-K.), Ueber die Structur der sog. Cuticula und die Bildung derselben aus den intercellularen Verbindungen in der Epidermis. (*S.-B. böhm. Ges.*, n° LIX, 1-11, 1 fig., 1 pl.)

1898 — (*Cf.* chap. I, § 1.)

1889. Wolff (G.), Die Cuticula der Wirbelthierepidermis (*Iena. Zschr. Naturw.*, XXIII, ou (2), XVI, 567-583, 1 pl.)

§ III. — Membranes ou cuticules

1894. Bergh, Vorlesungen über die Zelle und die einfachen Gewebe des thierischen Körpers. (262 p. 138 fig., Wiesbaden.)

1888 Berteaux (L.), Le poumon des Arachnides. (*Cellule*, V, 255-316, 3 pl.)

1892. Bütschli, Untersuchungen über mikroskopische Schæume und das Protoplasma (231 p., 23 fig., 6 pl., Leipzig.)

1894. — Vorlæufiger Bericht über fortgesetzte Untersuchungen an Gerinnungsschæumen, Sphærokrystallen und die Structur von Cellulose und Chitinmembran. (*Verh. nat. med. Ver.* Heidelberg, N.-E., V.)

1898. — Untersuchungen über Structuren, insbesondere über Structuren nichtzelliger Erzeugnisse des Organismus und über ihre Beziehungen zu Structuren, welche ausserhalb des *Organismus* entstehen. (Leipzig.)

1892. — Chatin (J). La cellule animale, sa structure, sa vie ; étude biologique et pratique (*Paris.*)

1884. — Delage (Y.), Evolution de la Sacculine (*Sacculina carcini*, Thomps), Crustacé endoparasite de l'ordre nouveau des Kentrogonides. (*Arch. Zool. exp.* (2), II, 417-736, 8 pl.)

1898. Gautier (A.), Les manifestations de la vie dérivent-elles toutes des forces matérielles ? (29 p., Carré et Naud Paris.)

1890 *b*. Gilson (G.), Recherches sur les cellules sécrétantes. I. La soie et les appareils sericigènes. Lépidoptères. (*Cellule*, VI, 119-178, 3 pl.)

1893. Hertwig (O.), Die Zelle und die Gewebe. (296 p., 168 fig., Iena, Fischer.)

1896. Korschelt (E.), Ueber Zellmembranen in den Spinndrüsen der Raupen. (*Arch. mikr. Anat.*, XLVII, 550-570. 2 pl.)

1885. Leydig, Zelle und Gewebe. (*Bonn.*)

1901. Malaquin (A.), Le parasitisme évolutif des Monstrillides. (*Arch. Zool. exp.* (3), IX, 81-220, 8 pl.)

1898. Schœnichen (W.), Der Darmkanal der Oniseiden und Aseliden. (*Zschr. wiss. Zool.*, LXV. 143-177, 2 fig., 1 pl.)

1896 *a*. Schulze (F.-E.). (*Cf.* chap. I. § 1.)

1899. Sukatschoff (B.), Ueber den feineren Bau einiger Cuticulæ und der Spongienfasern. (*Zschr. wiss. Zool.*, LXVI, 377-406, 3 pl.)

1895. Waldeyer, Die neueren Ansichten über den Bau und das Wesen der Zelle. (*Deutsche med. Wochenschr.*)

§ IV. — Formations cuticulaires à distance.

1890. Adlerz. (*Cf.* chap. I, § 1.)

1901. Anglas. (*Cf.* chap. I, § 1.)

1890. Balbiani, Etudes anatomiques et histologiques sur le tube digestif du *Cryptops*. (*Arch. Zool. exp.* (2), VIII, 1-82, 7 pl.)

1895 *a*. Cuénot. Etudes physiologiques sur les Crustacés décapodes (*Arch. Biol.*, XIII, 245-303, 3 pl.)

1895 *b*. Cuénot, Études physiologiques sur les Orthoptères. (*Ibid.*, XIV, 293-333, 2 pl.)

1851-1854 Darwin, A Monograph of Cirripedia. (*Roy. Soc.*)

1884. Delage (Y.). (*Cf.* chap. I. § III.)

1886 *a*. Frenzel, Einiges über den Mitteldarm der Insekten, sowie über Epithelregeneration. (*Arch. mikr. Anat.*, XXVI, 229-306, 3 pl.)

1890. Gehuchten (Van). (*Cf.* chap. I. § I.)

1885. Gilson-Carmichael (T.-D.), Notes on the anatomy of the Myriapoda. (*Proceed. roy. Physic. Soc. Edinburgh*, VIII, 377-381.)

1866. Mecznikow, Embryologische Studien an Insekten. (*Zschr. wiss. Zool.*, XVI, 389-493, 10 pl.)

1895. Miall (L.-C.), Natural history of aquatic Insects. (London, 389 p., 116 fig.)

1897. Miall et Shelford, The structure and life-history of *Phalacrocera replicata*. (*Trans. entom. Soc. London*, 343-361, 3 pl.)

1889. Mingazzini (P.). (*Cf.* chap. I, § I.)

1899. Nazari, Ricerche sulla struttura del tubo digerente e sul processo digestivo del *Bombyx mori* allo stato larvale. (*Ric. Labor. Anat. Roma*, VII, 75-84, 2 pl.)

1864. Pagenstecher (A.), Die ungeschlechtliche Vermehrung der Fliegenlarven. (*Zschr. wiss. Zool.*, XIV, 400-415, 2 pl.)

1876. Plateau, Recherches sur les phénomènes de digestion et la structure de l'appareil digestif chez les Myriapodes de Belgique. (*Mém. Acad. Belg.*, XLII.)

1811. Ramdohr, Abhandlungen über die Verdauungswerkzeuge der Insekten. (Cité d'après Balbiani, **1890**.)

1885. Rössler (R.), Die Bildung der Radula bei den Cephalophoren Mollusken. (*Zsch., wiss. Zool.*, XLI, 417-482, 2 pl.)

1901. Rottmann (G.), Ueber die Embryonalentwicklung der Radula bei den Mollusken. I, Cephalopoden. (*Ibid.*, LXX, 256-262, 2 pl.)

1895. Sadones, Appareil digestif et respiratoire larvaire des Odonates. (*Cellule*, XI, 273-317, 3 pl.)

1883. Schiemenz (P.), Ueber das Herkommen des Futtersaftes an den Speicheldrüsen der Biene. (*Zschr. wiss. Zool.*, XXXVIII, 71-130, 3 pl.)

1887. Schneider (A.), Ueber den Darmkanal der Insekten. (*Zool. Beiträge*, II, 82-94, 3 pl.)

1843. Tulk, Upon the anatomy of *Phalangium opilio*. (*Ann. Mag. nat. hist.*, XII, 153-165 ; 243-253, 1 pl.)

1870. Verson, Il Filugello e l'arte sericicola. (Cité par Verson, **1897**.)

1897 et **1898**. — La evoluzione del tubo intestinale nel Filugello. (*R. Stat. bacol. Padova*, X, 918-952 ; XI, 1274-1309, 4 pl.)

1891. Visart (O.), Contribuzione allo studio del tubo digerente degli Artropodi. (*Atti. Soc. Tosc., Proc. verb.*, VII, 277-285.)
1894. — *Idem.* (*Ibid.*, XIII. 23-54, 34 fig.)
1898. Voinov (D.-N.), Recherches physiologiques sur l'appareil digestif et le tissu adipeux des larves des Odonates. (*Bull. soc. sci. Bucarest*, VII, 3-24, 2 pl.)
1863. Wagner (N.), Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung der Insektenlarven. (*Zschr. wiss. Zool.*, XIII, 513-525, 2 pl.)

§ V. — Formations pariétales intracytoplasmiques.

1893. Bizzozero, Ueber die schlauchförmigen Drüsen des Magendarmkanals und die Beziehungen ihres Epithels zu dem Oberflächenepithel der Schleimhaut. (*Arch. mikr. Anat.*, XLII, 82-152. 4 pl.)
1891. Bolsius (H.), Nouvelles recherches sur la structure des organes segmentaires des Hirudinées. (*Cellule*, VII, 2-71, 3 pl.)
1890. Gehuchten (Van). (*Cf.* chap. I, § I.)
1890 *b*. Gilson (G.). (*Cf.* chap. I, § III.)
1899 *c*. Heidenhain (M.). (*Cf.* chap. I, § I.)
1898. Pantel (J.), Le *Thrixion halidayanum* Rond. Essai monographique sur les caractères extérieurs, la biologie et l'anatomie d'une larve parasite du groupe des Tachinaires. (*Cellule*, XV, 7-250, 6 pl.)
1898. Schœnichen (W.). (*Cf.* chap. I, § III.)
1874. Thanhoffer. (*Cf.* chap. I, § I.)
1898. Zimmermann (K.-N.), (*Cf.* chap. I, § I.)

§ VI. — Les dislocations traumatiques ou physiologiques de l'appareil pariétal.

1894. Altmann, Die Elementarorganismen. (2e éd., Leipzig, 160 p., 3 pl.)
1901. Anglas. (*Cf.* chap. I, § I.)
1890. Balbiani. (*Cf.* chap. I, § IV.)
1899. Bizzozero et Ottolenghi, Histologie der Milchdrüse. (*Ergebn. Anat. Entwick.*, **1900**, 253-296. 871-872.)
1887. Bouillot (J.), Recherches histologiques et physiologiques sur le rein des Batraciens. (Paris, H. Jouve, 68 p., 2 pl.)
1900. Calvet, Contribution à l'histoire naturelle des Bryozaires ectoprocites marins. (*Thèse*, Paris. Montpellier, 417 p., 13 pl.)
1879. Cornil, Nouvelles observations histologiques sur l'état des cellules du rein dans l'albuminurie. (*J. Anat. Phys.*, XV, 402-448, 5 pl.)
1884. Cornil et Brault, Pathologie du rein. (308 p., 16 pl.)
1895 *b*. Cuénot. (*Cf.* chap. I, § IV.)
1892. Disse, Veränderungen der Nierenepithelien in den Zellen bei der Secretion. (*Anat. Hefte., Abth. 1*, II, 111-170, 1 pl.)

1841. Dujardin (F.), Histoire naturelle des Zoophytes. Infusoires. (Paris. 678 p., 22 pl.)

1887. Fabre-Domergue, Recherches anatomiques et physiologiques sur les Infusoires ciliés. (*Bibl. Ecole Hautes-Etudes*, XXXVI, n° 2, 1-140, 4 pl.)

1877. Fortunatow (A.). (*Cf.* chap. I, § I.)

1882. Frenzel, Ueber Bau und Thætigkeit des Verdauungskanals der Larve des *Tenebrio molitor* mit Berücksichtigung anderer Arthropoden. (*Berlin, entom. Zschr.*, XXVI, 267-316, 1 pl.)

1891. — Der Mechanismus der Secretion. (*Centrbl. Phys.*, 271-273.)

1892 *a.* — Untersuchungen über die mikroskopische Fauna Argentiniens. Ueber den Mitteldarm von *Artemia*. Ein Beitrag zur Lehre der Verdauung und Resorption. (*Zool. Jahrb. Anat.*, V, 249-270, 1 pl., fig. 1-11.)

— Frey, Handbuch der Histologie, 5e éd. (Voy. p. 165). (Cité d'après Frenzel, **1882**.)

1890, 1891, 1893. Gehuchten (Van). (*Cf.* chap. I, § I.)

1890 *a.* Gilson, On secreting cells. (*Rep. brit. Assoc.*, 861-862.)

— *b.* — (*Cf.* chap. I, § III.)

1898 — Recherches sur les cellules sécrétantes. III. Cellules musculo-glandulaires. Paroi du corps et fonction excrétoire de l'*Owenia*. (*Cellule*, XIV, 87-102.)

1890. Grandis, Modifications des épithéliums glandulaires pendant la sécrétion. (*Arch. ital. Biol.*, XIV, 160-182, 1 pl.)

1893. Gruvel, Contribution à l'étude des Cirrhipèdes. (*Arch. Zool. exp.* (3), I, 401-610, 9 pl.)

1899 *d.* Heidenhain (M.), Ueber eine eigenthümliche Art protoplasmatischer Knöspung an Epitheizellen und ihre Beziehung zum Microcentrum. (*Arch. mikr. Anat.*, LV, 59-67, 1 pl.)

1895. Hermann, Urogenitalsystem. (*Ergebn. Anat. Entwick.*, IV, 110-143; *Nachtrag*, 499-501.)

1881. Hortolès, Recherches histologiques sur le glomérule et les épithéliums du rein. (*Arch. Physiol. norm. path.* (2), VIII, 861-885.)

1876. Krause (W.), Handbuch der Anatomie des Menschens, I. (Cité d'après Disse, **1892**.)

1894. Lebedinsky, Ueber die Embryonalniere von *Calamoichthys calabaricus*, Smith. (*Arch. mikr. Anat.*, XLIV, 216-225, 1 pl.)

1886. List (H.), Ueber Becherzellen. (*Ibid.*, XXVII, 481-583, 6 pl.)

1892. Marchal (P.), Recherches anatomiques et physiologiques sur l'appareil excréteur des Crustacés décapodes. (*Arch. Zool. exp.* (2), X, 57-266, 9 pl.) (Voy. p. 228.)

1886. Merk, Ueber die Schleimabsonderung an der Oberhaut der Forellenembryonen. (*S.-B. Akad. Wien*, vol. XCIII, Abth. III, 99-128, 2 pl.)

1899. Meves (Fr.). (*Cf.* chap. I, § I.)
1893. Miall. *Dicranola*, a carnivorous Tipulid-Larva. (*Troms. entom. Soc London*, 235-253, 1 pl.)
1889. Mingazzini (P.). (*Cf.* chap. I. § I.)
1885. Mœbius, Ueber die Eigenschaft und den Ursprung der Schleimfæden des Seestichlingnestes in der Niere. (*Arch. mikr. Anat.*, XXV, 554-562, 1 pl.)
1871. Muron, Sur les cellules sécrétoires du rein. (*Gaz. médic. de Paris*, 317-318.)
1899. Nazari. (*Cf.* chap. I, § IV.)
1897. Needham (J.-G.), The digestive epithelium of Dragonfly-Nymphs. (*Zool. Bull. Boston*, I, 103-113, 10 fig.)
1886. Nissen, Ueber das Verhalten der Kerne in den Milchdrüsenzellen bei der Absonderung. (*Arch. mikr. Anat.*, XXVI, 357-392.)
1888. Nicolas, Sur quelques détails relatifs à la morphologie des éléments épithéliaux des canalicules du corps de Wolff. (*C.-R. Soc. Biol.*, n° 14.)
1891 *a*. — Contribution à l'étude des cellules glandulaires. I. Les éléments des canalicules du rein primitif chez les Mammifères. (*Int. Monat. Anat. Phys.* ou *J. Int. Anat.*, VIII, 279-287; 289-292; 387-413; 417-461; 465-509, 1 pl.)
1898. Pantel. (*Cf.* chap. I, § V.)
1899 *b*, *c* et **1900**. Prenant (*Cf.* chap. I. § I.)
1895. Sadones. (*Cf.* chap. I, § IV.)
1895. Safer. (*Cf.* chap. I. § I.)
1867. Schulze (F.-E.). (*Cf.* chap. I. § II.)
1891. Seiller (R. Von), Ueber die Zungendrüsen von *Anguis*, *Pseudopus* und *Lacerta*. (*Arch. mikr. Anat.*, XXXVIII, 177-257, 1 pl.)
1898. Simon (Ch.). (*Cf.* chap. I. § I.)
1886. Steiger, Beitræge zur Histologie der Niere. (*Arch. path. Anat.*, CIV, 122-145, 1 pl.)
1891. Stricht (Van der), Contribution à l'étude du mécanisme de la sécrétion urinaire. (*C.-R. Acad. sci.*, CXII, 961-963.)
1892. — Contribution à l'étude histologique du rein. Modifications de cet organe après l'extirpation de celui du côté opposé. (*Ann Soc. Méd. Gand*, 328-352.)
1874. Thanhoffer (Von). (*Cf.* chap. I, § I.)
1899 *a* et **1900**. Theohari. (*Cf.* chap. I, § I.)
1898. Trambusti. (*Cf.* chap. I, § I.)
1897 et **1898**. Verson. (*Cf.* chap. I. § IV.)
1898. Voinov (*Cf.* chap. I, § IV.)
1883. Wiedersheim. (*Cf.* chap. I. § I.)
1898. Zimmermann (K.-W.). (*Cf.* chap. I. § I.)

CHAPITRE II. — L'APPAREIL VIBRATILE DANS SA STRUCTURE ET SES RAPPORTS.

1894. Blochmann, Zur Kenntniss von *Dimorpha mutans*. (*Biol. Centralbl.*, XIV, 197-200, 3 fig.)

1878 Bütschli (O.), Beiträge zur Kenntniss der Flagellaten und einiger verwandten Organismen. (*Zsch.. wiss. Zool.*, XXX, 205-281, 5 pl.)

1858. Claparède et Lachmann, Études sur les Infusoires et les Rhizopodes II. (*Ann Inst. nat. genevois.* VI, 261-466, 11 pl.)

1835. Dujardin (F.), Recherches sur les organismes inférieurs (*Ann. Sci. nat.*, IV, 343-376, 3 pl)

1874 Hertwig (R.), Ueber *Microgromia socialis*, eine Colonie bildende Monothalamie des süssen Wassers. (*Arch. mikr. Anat.*, X, 1-34, 1 pl.)

1893. Klebs (G.), Flagellatenstudien. (*Zschr. wiss Zool.*, LV, 265-351, 353-445, 6 pl.)

1897. Lankester (E. Ray.), *Chlamydomyxa montana*, n. sp. one of the Protozoa Gymnomyxa. (*Quart. J. micr. Sci*, N.-S., XXXIX, 233-241, 2 pl.)

1876 *a*. Maupas, Les vacuoles contractiles dans le règne végétal. (*C.-R. Acad. Sci.*, LXXXII, 1451-1454.)

1899 *a*. Prenant. (*Cf.* chap. I, § 1.)

1884. Zacharias (O.). Ueber die amœboiden Bewegungen der Spermatozœen von *Polyphemus pediculus* (*Zschr. wiss. Zool.*, XLI. 252-258, 1 pl.)

1885 — Experimentelle Untersuchungen über Pseudopodienbildung. (*Biol. centralbl.*, V, 259-262.)

1888. — Ueber Pseudopodien und Geisseln. (*Ibid*, VIII, 548-549.)

1885. Zopf. Die Pilzliere oder Schleimpilze. (*Enziklopädie der Naturwiss., Breslau*, 174 p., 52 fig.)

§ I. — Les racines ciliaires.

1897. Apathy (St. von). (*Cf.* chap. I, § 1.)

1899. Benda. (*Cf.* chap. I, § 1.)

1901 *a*. — Ueber neue Darstellungsmethoden der Centralkörperchen und die Verwandschaft der Basalkörper der Cilien mit Centralkörperchen. (*Arch. Anat. Physiol. Phys. Abth*, 147-156.)

1895. Bidder, The Collar-cells of *Heterocœla*. (*Quart. J. micr. Sci.*, N.-S. XXXVIII, 9-43, 1 pl.)

1877. Bonnet, Der Bau und die Circulationsverhæltnisse der Acephalenkieme. (*Morph Jahrb.*, III. 283-322, 3 pl.)

1898. Boin (M. et P.), Sur la présence de filaments particuliers dans le protoplasma de la cellule mère du sac embryonnaire des Liliacées. (*Bibl. anat*, VI, 1-10, 5 fig.)

1895 *b*. Cuénot. (*Cf.* chap. I, § IV.)

1895. Delage (Y.). La structure du protoplasma, les théories de l'hérédité et les grands problèmes de la biologie générale (878 p., Paris.)

1898. Duboscq (O.), Sur l'histogénèse du venin de la Scolopendre. (*Arch. Zool. exp* (3), VI, *Notes et Revue*, n° 4, XLIX-LI.)

1900. Eismond, Ueber die Natur der sog. kinetischen Centren der Zellen. (*Anat. Anzeiger*, XVIII, *Ergänzhft.*, 125-140, 5 fig.)

1899. Ellermann (W.), Ueber die Structur der Darmepithelzellen von *Helix*. (*Anat. Anzeiger*, XVI, 590-593.)

1880. Engelmann. (*Cf.* chap. I, § I.)

1886 *b*. Frenzel. (*Cf.* chap. I, § I.)

1892. — (*Cf.* chap. I, § VI.)

1896. Gallardo (A.), La Carioquinesis. Multiplicacion de las cèllulas. *Anal. Soc. cient. Argentina*, XLII, 5-30, 7 fig.)

1897. — Significado dinamico de las figuras cariocinéticas y cellulares. (*Ibid.*, XLIV, 124-140, 3 fig., 1 pl.)

1901. — Les croisements des radiations polaires et l'interprétation dynamique des figures de la karyokinèse. (*C.-R. Soc. Biol.*, LIII, 454-455, 2 fig.)

1897. Garnier (Ch.), Les filaments basaux des cellules glandulaires. (*Bibliogr. anat.*, 278-289.)

1899. — Contribution à l'étude de la structure et du fonctionnement des cellules glandulaires séreuses. Du rôle de l'ergastoplasma dans la sécrétion. (*J. Anat. Phys.*, XXXVI, 22-88, 3 pl.)

1900. — Considérations générales sur l'ergastoplasme ou protoplasme supérieur des cellules glandulaires. La place qu'il doit occuper en pathologie cellulaire. (*J. Physiol. et Path. gén*, 539-548.)

1881. Gaule, Das Flimmerepithel der *Aricia fœtida*. (*Arch. Anat. Phys., Phys. Abth.*, 153-160, 1 pl.)

1887. Hanstein, Das Protoplasma als Traeger der pflanzlichen und thierischen Lebensverrichtungen. (188 p., 6 fig., 2e édit., Heidelberg.) (Voy. p. 219.)

1885. Hatschek (B.), Entwicklung der Trochophora von *Eupomatus uncinatus*. Philippi (*Serpula uncinata*). (*Arb. zool. Inst. Wien*, VI, 1-25, 5 pl.)

1888. Heidenhain (R.). (*Cf.* chap. I, § I.)

1899 *a*. Heidenhain (M.). (*Cf.* chap. I, § I.)

1886 Heider, Zur Metamorphose der *Oscarella lobularis*. (*Arb. zool. Inst. Wien*. VI, 175-236 ou 1-62.)

1895 *a* Henseval (M.), Les glandes buccales des larves de Trichoptères. (*Cellule*, XII, 7-12.)

1895 *b*. Henseval (M.) Les glandes à essence du *Cossus ligniperda*. (*Ibid.*, 19-26, 1 pl.)

1883. Huet, Nouvelles recherches sur les Crustacés Isopodes. (*J. Anat. Phys.*, XIX, 241-376, 4 pl.)

1899. Kassowitz (M.), Allgemeine Biologie. I. Aufbau und Zerfall des Protoplasmas. (402 p., Vienne.)

1881 Klein, Histological notes. (*Quart. J. micr. Sci.* (3), XXI, 231-233.)

1887. Kruse, Beitrag zur Histologie der gewundenen Harnkanälchen (*Arch. path. Anat.*, CIX, 193-204.)

1895. Landauer, Ueber die Structur des Nierenepithels. (*Anat. Anzeiger*, X, 645-653.)

1883. Lebedeff, Zur Kenntniss der feineren Veränderungen der Niere bei der Hæmoglobinausscheidung. (*Arch. path. Anat.*, XCI, 267.)

1899. Lécaillon. (*Cf.* chap. I, § 1.)

1898. Lenhossek (M. von). (*Ibid.*)

1883. Leydig. (*Ibid.*)

1898. Mac Murrich, Playfair (J.). The epithelium of the so-called Midgut of the terrestrian Isopods. (*J. Morph.*, XIV, 83-106, 1 pl.)

1888. Maurice (Ch.). (*Cf.* chap. I, § 1.)

1892. Minchin (E.-A.), Some points in the histology of *Leucosolenia* (*Ascella*) *clathras*. (*Zool. Anzeiger*, XV, 180-181, 3 fig.)

1896. — Note on the larval and the post-larval Development of *Leucosolenia variabilis*, with remarks on the development of other Asconidæ. (*Proceed. Soc. London*, LX, 43-53, 7 fig.)

1895. Mouret, Contribution à l'étude des cellules glandulaires. Pancréas. (*J. Anat. Physiol.*, XXXI, 221-236.)

1877. Nussbaum, Ein Beitrag zur Lehre von der Flimmerbewegung. (*Arch. mikr. Anat.*, XIV, 390-394, 1 pl.)

1899. Plenge (H.), Ueber die Verbindungen zwischen Geissel und Kern bei den Schwärmerzellen der Mycetozoen und bei Flagellaten, und über die an Metazoen aufgefundenen Beziehungen der Flimmerapparate zum Protoplasma und Kern. (*Dissertation Erlangen*, 21 p., 1 pl., in-8°.)

1899 *b*. Prenant. (*Cf.* chap. I, § 1.)

1885. Rabl, Zellen und Zelltheilung. (*Morphol. Jahrb.*, X, 214-330, 7 pl.)

1868. Rabl-Rückhard, Einiges über Flimmerepithel und Becherzellen. (*Arch. Anat. Physiol.*, 72-87, 1 pl.)

1901. Regaud (Cl.) et Policard (A.), Phénomènes sécrétoires, formations ergastoplasmiques et participation du noyau à la sécrétion dans les cellules des corps jaunes chez le Hérisson. (*C.-R. Soc. Biol.*, LIII, 170-171.)

1894. Schaudinn, *Camptonema nutans*, nov. gen., nov. spec., ein neuer mariner Rhizopode. (*S.-B. Akad. Berlin* (2), n° LII, 1277-1286, 1 pl.)

1889. Schuberg (A.), Zur Kenntniss des *Stentor cœruleus*. (*Zool. Jahrb. Anat.*, IV, 197-237, 1 pl.)
1894. Solger, Zur Kenntniss der secernierenden Zellen der *Glandula submaxillaris* des Menschen. (*Anat. Anzeiger*, IX, 415-419.)
1885. Sommer, Ueber *Macrotoma plumbea*. Beitrag zur Kenntniss der Poduriden. (*Zschr. wiss. Zool.*, XLI, 682-718, 2 pl.)
1867. Stuart, Ueber die Flimmerbewegung. (*Zschr. rat. Mediz.*, XXIX.)
1874. Thanhoffer. (*Cf.* chap I, § I.)
1899 *b*. Théohari (A.), Existence de filaments basaux dans les cellules principales de la muqueuse gastrique. (*C.-R. Soc. Biol., Paris* (11), V, 341-343.)
— *c*. — Etudes sur la structure fine des cellules principales de bordure et pyloriques de l'estomac à l'état de repos et à l'état d'activité sécrétoire. (*Arch. Anat. micr.*, III, 11-32, 1 pl.)
1900. — (*Cf.* chap I, § I)
1889. Verworn, Psycho-physiologische Protisten Studien. (218 p., 6 pl., Iena, G. Fischer.)

§ II. — Les granulations basilaires.

1900. Aigner (A.), Ueber das Epithel im Nebenhoden einiger Sæugethiere und seine secretorische Thætigkeit. (*S.-B. Akad. Wien.*)
1885. Apathy (St. von). (*Cf.* chap. I, § I.)
1887. — *Idem.*
1897 *a* Ballowitz (E.), Ueber Sichelkerne und Riesensphæren in ruhenden Epithelzellen. (*Anat. Anzeiger*, XIII, 602-604.)
— *b*. — Ueber Sichtbarkeit und Ansehen der ungefærbten Centrosomen in ruhenden Gewebszellen. (*Zschr. wiss. mikr.*, XIV, 355-359.)
1898 *a*. — Ueber Ringkerne, ihre Entstehung und Vermehrung. (*Biol. Centralbl.*, XVIII, 286-294.)
— *b*. — Zur Kenntniss der Zellsphære. (*Arch. Anat. Phys., Anat. Abth.*, 135-198, 3 pl.)
— *c*. — Notiz über die oberflæchliche Lage der Centralkörper in Epithelien. (*Anat. Anzeiger*, XIV, 369-372.)
— *d*. — Ueber Kernformen und Sphæren in den Epithelzellen von *Amphioxus*-Larven (*Ibid.*, 405-406.)
1900 *a*. — Ueber Kernarrosion und Kernfensterung unter dem Einfluss der Zellsphære. (*Arch. path. Anat. Phys. Klin. Med.*, CLX, (15, x), 574-583.)
— *b*. — Ueber das Epithel der *Membrana elastica posterior* des Auges, seine Kerne und eine merkwürdige Structur seiner grossen Zellsphæren. (*Arch. mikr. Anat.*, LVI, 230-288, 3 pl.)

1899. Belajeff (W.), Ueber die Centrosome in den spermatogenen Zellen. (*Ber. deutsche bot. Ges.*, 199-205, 1 pl.)

1901 *a* Benda. (*Cf.* chap. II, § I.)

— *b.* — Die Mitochondriafærbung und andere Methoden zur Untersuchung der Zellsubstanzen. (*Anat. Anzeiger*, XIX, *Erg. heft.*, 155-174.

1887. Beneden (Van) et Neyt (A.), Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitotique chez l'Ascaride mégalocéphale. (*Bull. Acad. Belg.* (3), XIV, 214-295, 6 pl.)

1893. Bizzozero. (*Cf.* chap. I, § V.)

1899. Bolles Lee, Les sphères attractives et le Nebenkern des Pulmonés. Réponse à certaines objections. (*Cellule*, XVI, 49-60.)

1891. Bolsius (H.). (*Cf.* chap. I, § V.)

1901. Boveri (Th.), Zellen Studien. IV. Ueber die Natur der Centrosomen. (*Ienai. Zschr. Naturw.*, XXXV, N.-F., XXVIII, 1-220, 8 pl., 3 fig.)

1881-1889. Bütschli (O.), Protozoa. (*Bronn's Thierklassen.*)

1900. Calvet. (*Cf.* chap. I, § VI.)

1897. Carnoy et Lebrun, La fécondation chez l'*Ascaris megalocephala*. (*Cellule*, XIII, 61-195, 2 pl.)

1880. Chun, Die Ctenophoren des Golfes von Neapel. (*Fauna Flora Neapel. 1 monogr.*, 313 p., 18 pl., 22 fig.)

1895 *a.* Cuénot. (*Cf.* chap. I, § IV.)

1901. Dangeard, Etude comparative de la zoospore et du spermatozoïde. (*C.-R. Acad. sci.*, CXXXII, 859-861.)

1880. Eimer, Versuche über künstliche Theilbarkeit von *Beroë ovatus*. Angestellt zum Zweck der Controle seiner morphologischen Befunde über das Nervensystem dieses Thieres. (*Arch. mikr. Anat.*, XVII, 213-240, 2 fig.)

1894. Eismond, Einige Beiträge zur Kenntniss der Attractionssphæren und der Centrosomen. (*Anat Anzeiger*, X, 229-239; 262-271, 6 fig.)

1900. — (*Cf.* chap. II, § I.)

1897 *a.* Erlanger (Von), Beiträge zur Kenntniss der Structur des Protoplasmas, die karyokinetische Spindel und das Centrosom. (*Arch. mikr. Anat.*, XLIX, 309-440, 3 pl.)

— *b.* — Bemerkungen über die wurmförmigen Spermatozen. (*Anat. Anzeiger*, XIV, 164-167.)

1897. Farland (Mac), Cellulære Studien an Mollusken-Eiern. (*Zool. Jahrb. Anat.*, X, 227-257, 5 pl.)

1899. Fischer (A.), Fixirung, Færbung und Bau des Protoplasmas. (Kritische Untersuchungen über Technik und Theorie in der neueren Zellforschung.) (348 p., 1 pl., Iena. Fischer.)

1869. Flemming (W.), Die haartragenden Sineszellen in der Oberhaut der Mollusken. (*Arch. mikr. Anat.*, V, 415-111, 1 pl.)

1870. Flemming, (*Cf.* Chap. I, § I.)

1872. — Zur Anatomie der Landschneckenfühler und zur Neurologie der Mollusken. (*Zschr. wiss. Zool.*, XXII, 370-371.)

1883. — Ueber Organe vom Bau der Geschmacksknospen an den Tastern verschiedener Mollusken (*Arch. mikr. Anat.*, XXIII, 141-147, 1 pl.)

1891. — Neue Beigtræge zur Kenntniss der Zelle (*Arch. mikr. Anat.*, XXXVII, 685-749, 3 pl.)

1898. Francotte, Recherches sur la maturation, la fécondation et la segmentation chez les Polyclades. (Arch. Zool. exp. (3), VI, 189-298, 7 pl.)

1882. Frenzel. (*Cf.* chap. I, § vi.)

1885. — Ueber den Darmkanal der Crustaceen, nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration. (*Arch. mikr. Anat.*, XXV, 137-190, 2 pl.)

1892 *b.* — Beitræge zur vergleichenden Physiologie und Histologie der Verdauung. I. — Der Darmkanal der Echinodermen. (*Arch. Anat. Physiol., Phys. Abth.*, 81-113, 2 pl.)

1900. Fürst, Haarzellen und Flimmerzellen. (*Anat. Anzeiger*, XVIII, 190-203, 6 fig.)

1897. Graf (A.). (*Cf.* chap. I, § i.)

1900 1901 *a.* et *b.* Gurwitsch, (*Cf.* chap. I, § i.)

1901 *c.* — Der Haarbüschel der Epithelzellen im Vas epididymis des Menschen. Zugleich ein Beitrag zur Centralkörperfrage in den Epithelien. (*Arch. mikr. Anat.*, LIX, 32-62, 1 pl.)

1883. Haller Bela, Untersuchungen über marine Rhipidoglossen. (*Morph. Jahrb.*, IX, 1-94, 8 pl.)

1893. Hansemann, Ueber Centrosomen und Attractionssphæren in ruhenden Zellen. (*Anat. Anzeiger*, VIII, 57-59.)

1894. Heidenhain (M.), Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellenprotoplasma. (*Arch. mikr. Anat.*, XLIII, 423-725, 7 pl.)

1899 *a.* — (*Cf.* Chap. I, § i.)

— *d.* — (*Cf.* Chap. I, § vi.)

1900. — (*Cf.* Chap. I, § i.)

1897. Heidenhain (M.) et Cohn (Th.), Ueber die Mikrocentren in den Geweben des Vogelembryos, insbesondere über die Cylinderzellen und ihr Verhæltniss zum Spannungsgesetz. (*Morph. Arbeiten*, VII, 200-224, 4 fig.)

1888. Heidenhain (R.), (*Cf.* chap. I, § i.)

1896. Henneguy (F.), (*Cf.* Chap. I, § i.)

1898 *a.* — Sur le Rapport des centrosomes avec les cils vibratiles (*C. R. Acad. sci.* CXXVI, 975-978.)

— *b.* — Rapports des cils vibratiles avec les centrosomes. (*Arch. Anat. micr.*, I, 481-495, 10 fig.)

1899. Henry. Etude histologique de la fonction sécrétoire de l'épididyme chez les Vertébrés supérieurs. (*Ibid.*, III, 229-292, 3 pl.)

1897. Hermann, Beiträge zur Kenntniss der Spermatogenese. (*Arch. mikr. Anat.*, L, 276-315, 1 pl.)

1899. Hoyer, Ueber das Verhalten der Kerne bei der Konjugation des Infusors *Colpidium colpoda*. (*Arch. mikr. Anat.*, LIV, 95-131, 1 pl. 2 fig.)

1899 Ishikawa, Further Observations on the nuclear-division of *Noctiluca*. (*J. sc. Coll. Imp. Univ. Tokyo*, P^t IV, 213-262, 1 pl.)

1900. Joseph, (*Cf.* Chap. I, § II).

1901. Kolster, Ueber Centralgebilde in Vorderhornzellen der Wirbelthiere. (Anat. Heft. Abth. I, XVI, 151-230.)

1896. Kostanecki (K.) von et Wierzejski (A.), Ueber das Verhalten der sogen. achromatischen Substanzen im befruchteten Ei. (*Arch. mikr. Anat.*, XLVII, 309-386, 3 pl.)

1900. Laveran et Mesnil, Sur le mode de multiplication du Trypanosome du Rat. (C. R. Soc. Biol., LII, 976-979.)

1901 *a.* — Sur la nature centrosomique du corpuscule chromatique postérieur des Trypanosomes. (*Ibid.*, LIII, 329-331.)

— *b.* — Sur la structure du Trypanosome des Grenouilles et sur l'extension du genre *Trypanosoma* Gruby. (*Ibid.*, LIII, 678-680, 3 fig.)

— *c.* — Sur la morphologie et la systématique des Flagellés à membrane ondulante (g. *Trypanosoma* Gruby et *Trichomonas* Donné). (*C. R. Acad. Sci.*, CXXXIII, 131-137, 5 fig.)

1891. Lebrun (H.), Recherches sur l'appareil génital femelle de quelques Batraciens indigènes. (*Cellule*, VII, 417-484, 6 pl.)

1899. Lécaillon. (*Cf.* Chap. § I.)

1897. Lenhosek (von), Beiträge zur Kenntniss der Zwischenzellen des Hodens. (*Arch. Anat. Phys. Anat.*, 65-85, 1 pl.)

1898. — (*Cf.* Chap. I, § I).

1899. — Ueber die Centralkörper in den Zwischenzellen des Hodens. (Bibliogr. Anat. VII, 90-95.)

1901. Limon, Notes sur l'épithélium des vésicules séminales et de l'ampoule des canaux déférents du Taureau. (*J. Anat. Phys.*, XXXVII, 124-134, 4 fig.)

1888. Mall, Die Blut und Lymphwege im Dünndarm des Hundes. (*Abh. sächs. Ges. Leipzig*, XIV, 153-188, 6 pl.)

1888. Maurice, (*Cf.* Chap. I. § I.)

1895. Meves (Fr.) Ueber die Zellen des Sesambeines in der Achillesehne des Frosches und über ihre Centralkörper. (*Arch. mikr. Anat.*, XLV, 133-142, 1 pl.)

1897. — Ueber Centralkörper in männlichen Geschlechtszellen von Schmetterlingen. (*Anat. Anzeiger*, XIV, 1-6, 2 fig.)

1899. — (*Cf.* Chap. I, § I.)

1901 — Ueber die sog. wurmförmigen Samenfæden von *Paludina* und über ihre Entwicklung. (*Anat. Anzeiger*, XIX, *Erg. Heft*, 23-37, 8 fig.)

1891 *b*. Nicolas, Recherches sur l'épithélium de l'intestin grêle. *Int. Monatschr.*, VIII, 1-61, 3 pl.)

1899. Peter (K.), Das Centrum für die Flimmer und Geisselbewegung. *Anat. Anzeiger*, XV, 271-281, 4 fig.)

1899. Plenge (*Cf.* chap. II, § 1.)

1899. Plimmer (H.-C.) et Bradford (J.-R.), Vorläufige Notiz über die Morphologie und Verbreitung des in Tsetsekrankheit gefundenen Parisiten. (*Centrabl. Bakt. Parasitenk.*, 1 Abth., XXVI, 440-447.)

1899 *a* et *b*. Prenant. (*Cf.* chap. I, §. 1.)

1899 *d*. — Formations comparables aux centrosomes dans les cellules urticantes. (C. R. Soc. Biol. Paris (11), I, 321-325.

1900. Prowazek, Protozoen-Studien II. (*Arb. zool. Inst. Wien*, XII, 1-58, 2 pl.)

1899. Rabinowitsch (L.) et Kempner (W.), Beitrag zur Kenntniss der Blutparasiten. speciell der Rattentrypanosomen. (*Zschr. Hyg. Inf. Krankh.*, *Leipzig*, XXX, 251-294, 2 pl.)

1895. Rath (V.), Ueber den feineren Bau der Drüsenzellen des Kopfes von *Anilocra med.* im Speziellen, und die Amitosenfrage im Allgemeinen. (*Zschr. wiss. Zool.*, LX, 1-89, 3 pl.)

1890. Rawitz. Der Mantelrand der Acephalen. (*Ienai. Zschr. Natur.*, XXIV, 549-631, 4 pl.)

1895. — Centrosoma und Attraktionssphære in der ruhenden Zelle des Salamanderhodens. (*Arch. mikr. Anat.*, XLIV, 555-579, 1 pl.)

1899. — Untersuchungen über Zelltheilung. (*Ibid.*, LIII, 19-62. 1 pl.)

1891. Rothstein. (*Cf.* chap. I, § 1.)

1889. Schuberg (A.). (*Cf.* chap. II, § 1.)

1887. Sheldon (L.), Note on the ciliated Pit of Ascidians and its Relation to the Nerve ganglion and so called Hypophysial Gland; and an Account of the Anatomy of *Cynthia rustica*. (*Q. J. micr. Sci.* (2), XXVIII, 131-148, 2 pl.)

1899. Shephard (J.), On the structure of the vibratile tags or flame cells in Rotifera. (*Proceed. Soc. Victoria*, XI, P^t II, 130-135, 2 pl.)

1889. Solger (B.), Zur Structur der Pigmentzelle. (*Zool. Anzeiger*, XII, 671-673, 1 fig.)

1891. — (B.), Idem. (*Anat. Anzeiger*, VI, 162-165, 2 fig.)

1901. Stassano (H.), sur la fonction de relation du petit noyau des Trypanosomes. (*C. R. Soc. Biol. Paris*, LIII, 468-470.)

1897. Studnicka (*Cf.* chap. I, § 11.)

1899. — (*Cf.* chap. I, § 1).

1889. Thiele (J.), Die abdominal Sinnesorgane der Lammellibranchien. (*Zschr. wiss. Zool.*, XLVIII, 47-58, 1 pl.)

1900. Wasielewski et Senn, Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten des Rattenblutes. (*Zschr. Hyg. Inf. Krank. Leipzig*, XXX, 444-470, 3 pl.)

1895. Wilson (E.-B.), Archoplasm, centrosome and chromatin in the Sea-Urchin egg. (*J. Morphol.*, XI, 443-478, 10 fig.)

1893 Zimmermann (K.-W.), Studien über Pigmentzellen. Ueber die Anordnung des Archoplasmas in den Pigmentzellen der Knochenfische. (*Arch. mikr. Anat.*, XLI, 367-389, 2 pl.)

1894. — Demonstrationsbericht. (*Verh. Anat. Ges. Strassburg*, 215.)

1898. — (*Cf.* chap. I, § I.)

1901. Zur Strassen (O.), Ueber die Lage der Centrosomen in ruhenden Zellen. (*Arch. Entwickl. org.*, XII, 134-159.)

CHAPITRE III. — L'APPAREIL VIBRATILE DANS SON FONCTIONNEMENT BIOLOGIQUE

1873. Balbiani, Observations sur le *Didinium nasutum* Stein. (*Arch. Zool. exp.*, II, 363-393, 1 pl.)

1888. — Recherches expérimentales sur la mérotomie des Infusoires ciliés. Contribution à l'étude du rôle physiologique du noyau cellulaire. (*Rec. zool. suisse*, V, 1-72, 2 pl.)

1900. Bergel, Beiträge zur Physiologie der Flimmerbewegung. (*Arch. ges. Physiol.*, LXXVIII, 441-465, 8 fig.)

1894. Bergh, Vorlesungen über die Zelle und die einfachen Geweben des thierischen Kœrpers. (262 p., 138 fig. Wiessbaden.)

1876. Bütschli (O.), Ueber die Enstehung des Schwarmopresslinge der *Podophrya Quadripartita* (*Jenai. Zschr. natur.*, X, 287-308, 1 pl.)

1877. — Ueber den *Dendrocometes paradoxus*, Stein, nebst einigen Bemerkungen über *Spirochona gemmipara* und die contractilen Vacuolen der Vorticellen. (*Zschr. wiss. Zool.*, XXVIII, 49-65, 1 pl.)

1881. Chamil (I.), Recherches anatomiques et physiologiques sur les cellules à cils vibratiles. (Thèse méd. Paris, Baillère, 70 p. in-16).

1878. Chun, Das Nervensystem und die Muskulatur der Rippenquallen (*Abh. Senckenberg. Ges.*, XI, 181-230, 2 pl.)

1880. — (*Cf.* chap. I, § II).

1865. Cienkowski, Beiträge zur Kentniss der Monaden. (*Arch. mikr. Anat.*, I, 203-230, 3 pl.)

1880 Eimer. (*Cf.* Chap. II, § II.)

1888. — Die Enstehung der Arten auf Grund von vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachsens. I. Theil (*Iena*, 161 p., 6 fig.)

1862. Engelmann, Zur Naturgeschichte der Infusorien. (*Zschr. wiss. Zool.*, XI, 317-393, 1 pl.)

1876. — Ueber Entwicklung und Fortpflanzung von Infusorien. (*Morph. Jahrb.* I, 573-634, 2 pl.)

1879. — Physiologie der Protoplasma und Flimmerbewegung. (Hermann's Handb. Physiol. I, 311-408.)

1898. — (*Cf.* Chap. I. § 1.)

1888. Entz Geza, Studien über Protisten. (*Auftr. ungar. Naturw. Ges. Budapesth.* 161 p.)

1898. Florentin (R.), Sur un nouvel Infusoire holotriche, parasite des Phascolosomes, (*Cryptochilum Cuenoti*, nov. sp.). (*Bull. Sci. France Belg.*, XXXI, 152-158, 1 pl.)

1881. Foster, Physiologie. Cité d'après Kassowitz **1899**).

1870. Heckel, Biologische Studien. (1 Hft. 184 p. (Leizig.)

1896. Henneguy. (*Cf.* chap. I, § 1).

1876. Hertwig (R.), Ueber *Podophrya gemmipara*, nebst Bemerkungem zum Bau und zur systematischen Stellung der Acineten. (*Morph. Jahrb.*, I, 20-82, 2 pl.)

1899, — Was veranlasst die Befruchtung der Protozoen. (*S-B. Ges. Morph. Physiol. München*, 1 Hft, 8 p.)

1899. Jennings (H. S.), The Psychology of a Protozoan. (*Amer. J. Psych.*, X, n° 4, 13 p.)

1901. — On the activities of unicellular organisme. (*Science*, N-S., XIII, 74-75.)

1899. Kassowitz (M.), (*Cf.* chap. II, § 1.)

1895. Le Dantec, La matière vivante. (183 p., Paris, Masson).

1896. — Théorie nouvelle de la vie (323 p., Paris, Alcan).

1893. Luciani, Vorstufen des Lebens. (*Biol. Centralbl.*, XIII, 206-223.)

1876. *a.* Maupas, (*Cf.* chap. II.)

— *b.* — Sur l'organisation et le passage à l'état mobile de la *Podophrya fixa* Ehrb. (*Arch. Zool. exp.*, V, 401-428, 1 pl.)

1883. — Contribution à l'étude morphologique et anatomique des Infusoires ciliés. (*Ibid.*, (2), I, 427-664, 6 pl.)

1891. Moreau, Du revêtement épithélial du péritoine tubo-ovarique et de sa transformation physiologique. (*Mem. Soc. Biol. Paris*, (9), III, 395-397.)

1875. Neumann (E.), Die Beziehungen des Flimmerepithels des Bauchhœhle zum Eileiterepithel beim Frosche. (*Arch. mikr. Anat.*, XI, 354-377, 1 pl.)

1896. Parker (G.-H.), The reactions of *Metridium* to food and other Substances. (*Bull. Mus. Harvard*, XXIX, 107-119).

1852. Perty, Zur Kenntniss kleinster Lebensformen nach Bau, Function, Systematik. (Berne). (Cité d'après Verworn **1889.**)

1886. Plate, Untersuchungen einiger an den Kiemenblättern des *Gammarus pulex* lebenden Ectoparasiten. (*Jahr. wiss. Zool.*, XLIII, 175-240, 2 pl.)

1888. — Studien über Protozoen. (*Zool. Jarb., Anat.*, III, 135-200, 3 pl.)

1899 Plenge. (*Cf* chap. II, § 1.)

1900. Prowazek, Protozoen Studien II. (*Arb. zool. Inst. Wien.*, XII, 1-58, 2 pl.)

1835. Purkinje et Valentin, De phanomeno generali et fondamentali motus vibratorii continui. (*Comment. phys. Vratislaviæ*, IV, 5-34)

1828. Rang. (*Mem. Soc. Hist. nat. Paris*, IV, 166.)

1901. Sand (R), Etude monographique sur le groupe des Infusoires tentaculifères. (Extr. des *Ann. Soc. belge microsc*, XXIV, XXV, XXVI.) 441 p., 23 pl., Bruxelles, Castaigne

1858-1859. Schiff (S -M.), Lehrbuch der Muskel und Nervenphysiologie, p. 11 (Cité d'après Engelmann, **1879.**)

1882. Schmidt (C.). (*Cf.* chap. I, § 1.)

1869. Schwalbe (G.), Kleinere Mittheilungen zur Histologie wirbelloser Thiere. (*Arch. mikr. Anat.*, V, 248-259, 1 pl.)

1899. Sergi (G.), Dei movimenti primordiali negli organismi elementari (*Riv. Sci biolog*, 10 p.)

1876. Simroth, Zur Kenntniss des Bewegungsapparats der Infusionsthiere. (*Arch mikr. Anat.*, XII, 51-86, 1 pl.)

1891. Soury (J.), La psychologie des Protozoaires. (*Revue philosophique*, I, 1-11).

1859. Stein, Ueber die ihm bis jetzt bekannt gewordenen Infusorien welche im Inneren von anderen Thieren eine parasite Lebensweg führen. (*Abh. böhm. Ges.*, X, 35-38.)

1843. Unger (Fr.), Die Pflanze im Momente der Tierwerdung. (Cité d'après Kassowith, **1899**)

1842. Valentin (G.) Flimmerbewegung. (*Handwörterbuch*, I, p. 508)

1889. Verworn (M) (*Cf.* chap. II, § 1.)

1891. — Studien zur Physiologie der Flimmerbewegung. (*Arch. ges. Physiol.*, XLVIII, 119-180, 3 fig).

1895 — (*Cf* chap. I, § 1)

ADDENDA

1901. Krembzow, Ueber den Bau und die Entwicklung der Rückenanhänge der Æolidier. (*Arc. mikr. Anat.* LIX, Hft 2.)

— Launoy. Sur la présence de formations ergastoplasmiques dans les glandes salivaires des Ophidiens. (*C. R. Soc. Biol. Paris.* LIII, 712-713.)

TABLE DES MATIÈRES

Pages

Avant-propos 371

PREMIÈRE PARTIE. — Lecture objective des Préparations

Pl. XV. Chironome (Intestin larvaire). 382
Pl. XVI. Chironome (Intestin larvaire) *suite et fin*. 389
Pl. XVII Ver-à-soie 396
Pl. XVIII. Tenebrio, (Larve) ; Crustacés Isopodes ; Protistes . . 405
Pl. XIX. Vers ; Cœlentérés 409
Pl. XX. Seiche (Embryon) 419
Pl. XXI. Mollusques 426
Pl. XXII. Mollusques ; Tuniciers (Tube digestif) 441
Pl. XXIII. Tuniciers (Pharynx). 454
Pl. XXIV. Triton ; Grenouille 467
Pl. XXV. Grenouille ; Salamandre ; Souris ; Amphioxus 477

DEUXIÈME PARTIE — Argumentations spéciales

Chap. Ier. — *L'Appareil pariétal protecteur*

§ I. — La bordure en brosse 488
A. Idée générale de la bordure en brosse 488
B. Les bâtonnets de la bordure en brosse sont-ils contractiles? 496
C. La bordure en brosse et l'activité de la cellule 499
D. La bordure en brosse et les cils vibratiles. 506
§ II. — Les plateaux alvéolaires ou spumeux 518
§ III. — Membranes et cuticules. 524
A Rapports des membranes ou cutilules avec les plateaux . 524
B. Les membranes et les cuticules. Définitions, structures, signification chimique ou biologique 527
§ IV. — Formation de cuticules à distance 537
§ V. — Formations pariétales intracytoplasmiques 545
§ VI. — Les dislocations, traumatiques ou physiologiques, de l'appareil pariétal 548
A. La théorie vésiculaire de la sécrétion. 549
B. Les dislocations physiologiques 567

Chap. II. — *L'appareil cibratile dans sa structure et ses rapports.*

§ I. — Les racines ciliaires 572
A. Les racines ciliaires constituent-elles un organe, constant et exclusif, de l'appareil vibratile ?. 573

Pages

B. Les racines ciliaires possèdent-elles une fonction motrice ? 580
C. Les racines ciliaires sont-elles des organes transformateurs de l'énergie ? Constituent-elles un protoplasma supérieur ? 581
Appendice. — Le protoplasma supérieur en général. . . 581
§ II. — Les granulations basilaires 592
A. Les idées théoriques sur les granulations basilaires et sur les centrosomes. 593
B La granulation basilaire envisagée expérimentalement du point de vue centrosomatique. 598
C Etude expérimentale intrinsèque de la granulation basilaire 615
Idée générale du chapitre II. 629

CHAP. III. — *L'Appareil vibratile dans son fonctionnement biologique.*

§ I. — Historique de la question 632
A. L'activité de l'être et la confection de l'appareil ciliaire . 632
B. Les travaux en faveur de la coordination des mouvements vibratiles 635
C. Analyse et critique des mémoires hostiles à la coordination 639
§ II. — Observations personnelles. 652

TROISIÈME PARTIE. — RÉCAPITULATION GÉNÉRALE. 670

CONCLUSION GÉNÉRALE DU MÉMOIRE 690

TABLES. 692

EXTRAIT DES ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
3e SÉRIE, TOME IX, 1901

32.289. — Versailles, Société anonyme des Imprimeries Gérardin.

TABLE ALPHABÉTIQUE DES MATIÈRES

3e SÉRIE, TOME IX

Astéries (Etudes physiologiques sur les) [voir L. Cuénot], p. 233.

Beauregard (H.). Matière médicale zoologique (compte rendu), N. et R., p. LXXIV.

Bujor (P.). Sur l'organisation de la Vérétille, N. et R., p. XLIX.

Cabochon (Système nerveux du) [voir H. de Lacaze-Duthiers], p. 43.

Capulus hungaricus (Système nerveux du) [voir H. de Lacaze-Duthiers], p. 43.

Chætoderma (voir A. Kowalewsky), p. 261.

Chantemesse (A.) et Podwyssotsky (W. W.). Les processus généraux (compte rendu), N. et R., p. LXXI.

Compte rendu bibliographique, N. et R., p. LX et LXXI.

Considérations sur la faune des Spongiaires des côtes d'Algérie. Eponges de la Calle (voir E. Topsent), p. 327.

Couvreur (E.) et Dubois (Raph.). Leçons de physiologie expérimentale (compte rendu), N. et R., p. LX.

Cuénot (L.). Etudes physiologiques sur les Astéries, p. 233.

Cytologie générale (Recherches sur les épithéliums) [voir P. Vignon], p. 371.

Delage (Y.). Etudes expérimentales sur la maturation cytoplasmique et sur la parthénogenèse artificielle chez les Echinodermes, p. 285.

Delage (Y.). Noms nouveaux pour des choses anciennes, N. et R., p. XXXIII.

Dubois (Raph.) et Couvreur (E.). Leçons de physiologie expérimentale (compte rendu), N. et R., p. LX.

Dubosq (O.). Sur l'évolution du testicule de la Sacculine, N. et R., p. XVII.

Echinodermes (Etudes expérimentales sur les) [voir Y. Delage], p. 285.

Epithéliums (Recherches de cytologie générale sur les) [voir P. Vignon], p. 371.

Eponges de la Calle (voir E. Topsent), p. 327.

Eponges recueillies par l'expédition antarctique belge (voir E. Topsent), N. et R., p. V.

Expédition antarctique belge (Notice sur les Eponges recueillies par) [voir E. Topsent], N. et R., p. V.

Expédition antarctique belge (Note sur les Holothuries rapportées par) [voir E. Hérouard], N. et R., p. XXXIX.

Gaupp (E.). *A. Ecker's und R. Widersheim's Anatomie des Frosches* (compte rendu), N. et R., p. LXXII.

Girardinus decemmaculatus (Les mœurs du) [voir N. Zolotnitzky], N. et R., p. LXV.

Hæmocera Danae, organisation de l'adulte (voir A. Malaquin), p. 88.

Hæmocera Danae. Développement (voir A. Malaquin), p. 113.

Hérouard (E.). Note préliminaire sur les Holothuries rapportées par l'expédition antarctique belge, N. et R., p. XXXIX.

Holothuries rapportées par l'expédition antarctique belge (voir E. Hérouard), N. et R., p. XXXIX.

Jordell (D.). Répertoire bibliographique des principales revues françaises pour l'année 1899 (compte rendu), N. et R., p. LXXIV.

Kowalewski (A.). Sur le genre *Chætoderma*, p. 261.

Laboratoire Arago (La bibliothèque du), N. et R., p. XXXI, LXI et LXXV.

Lacaze-Duthiers (H. de). Le système nerveux du Cabochon, *Capulus hungaricus*, p. 43.

Malaquin (A.). Le parasitisme évolutif des Monstrillides, p. 81.

Maturation cytoplasmique chez les Echinodermes (voir Y. Delage), p. 285.

Monstrillides (Parasitisme évolutif des) [voir A. Malaquin), p. 81.

Parthénogenèse artificielle chez les Echinodermes (voir Y. Delage), p. 285.

Podwyssotsky (W. W.) et Chantemesse (A.). Les processus généraux (compte rendu), N. et R., p. lxxi.

Poissons (Les) distinguent-ils les couleurs? (voir N. Zolotnitzky), N. et R., p. 1.

Pruvot (G.). Le *Roland* et sa première croisière sur la côte de Catalogne, en juillet-août 1900, p. 1.

Purpura lapillus (Sur une monographie ancienne de) [voir A. Robert], N. et R., p. xxv.

Robert (A.). Sur une monographie ancienne de *Purpura lapillus*, N. et R., p. xxv.

Roland (Le), et sa première croisière (voir G. Pruvot), p. 1.

Topsent (E.). Considérations sur la faune des Spongiaires des côtes d'Algérie. Eponges de Calle, p. 327.

Topsent (E.). Note préliminaire sur les Eponges recueillies par l'expédition antarctique belge, N. et R., p. v.

Sacculine (Evolution du testicule de la) [voir O. Duboscq], N. et R., p. xvii.

Spongiaires des côtes d'Algérie (voir E. Topsent), p. 327.

Vérétille (Organisation de la) [voir P. Bujor], N. et R., p. xlix.

Vignon (P.). Recherches de cytologie générale sur les épithéliums. L'appareil pariétal, protecteur ou moteur. Le rôle de la coordination biologique, p. 371.

Zolotnitsky (N.). Les mœurs du *Girardinus decemmaculatus*, poisson vivipare, N. et R., p. lxv.

Zolotnitsky (N.). Les Poissons distinguent-ils les couleurs?, N. et R., p. 1.

TABLE DES PLANCHES

3e SÉRIE, TOME IX

Pl. I. — Système nerveux du *Capulus*.
II. — Monstrillides. Adulte pélagique et nauplius.
III. — — Parasite et hôte.
IV. — — Développement.
V. — — Parasites âgés et embryons jeunes.
VI. — — Développement interne.
VII. — — Développement et organisation.
VIII. — — Microphotographies.
IX. — Astéries (*Asterias glacialis*, *A. rubens*, *Asterina gibbosa*).
X, XI, XII. — Chétodermes (*Chœtoderma radulifera*, *Ch. gutturosum*, *Ch. nitidulum*).
XIII et XIV. — Spongiaires de la Calle.
XV et XVI. — Chironome (Intestin larvaire).
XVII. — Ver-à-soie.
XVIII. — *Tenebrio* (larve), Crustacés isopodes, Protistes.
XIX. — Vers, Cœlentérés.
XX. — Seiche (embryon).
XXI. — Mollusques.
XXII. — Mollusques, Tuniciers (tube digestif).
XXIII. — Tuniciers (pharynx).
XXIV. — Triton, Grenouille.
XXV. — Grenouille, Salamandre, Souris, Amphioxus.

N. et R. — I. — Carte du Sondmör.
II. — Anatomie de *Purpura lapillus*, par H. Ström.

FIGURES DANS LE TEXTE

MÉMOIRE DE M. G. PRUVOT SUR LE « ROLAND » ET SA PREMIÈRE CROISIÈRE

Fig. 1. — Construction du *Roland*, sur la la plage du Fontaulé, p. 2.
2. — Mise en place du mât, p. 3.
3. — Lancement du *Roland*, p. 5.
4. — Plans et aménagements du *Roland*, p. 7.
5. — Le *Roland* et le *Lacaze-Duthiers* au mouillage dans le bassin du laboratoire Arago, p. 11.
6. — Le *Roland* en marche, p. 13.
7. — Le *Roland* sous voiles, dans le bassin de laboratoire, p. 15.
8. — Le pont du *Roland*. Capture d'un dauphin, p. 18.
9. — Rochers remaniés par l'abrasion, à l'entrée du port de l'Escala, p. 24.
10. — La pointe de la Roche-percée, p. 26.
11. — Entrée d'une grotte, près de l'Escala, p. 27.
12. — Le *Mogote-Bernat*, ou rocher des Mèdes, p. 29.
13. — Le port de Palamos, p. 32.
14. — La ville et le mouillage de San-Feliu de Guixols, p. 34.
15. — Carte du littoral et de la région côtière de la province de Gérone, p. 37.

MÉMOIRE DE M. A. MALAQUIN SUR LE PARASITISME ÉVOLUTIF DES MONSTRILLIDES

Fig. 1. — Section transversale d'*Hæmocera Danae*, p. 93.
2. — Abdomen et 5e somite thoracique d'*Hæmocera Danae*.
3. — — — *H. filigranarum*.
4. — — — *Thaumaleus germanicus*.
5. — — — *H. roscovita*, p. 109.
6. — Vue sagittale d'un embryon de Monstrillide, p. 544.
7. — Coupe sagittale d'un embryon jeune, p. 166.
8. — — — plus âgé, p. 166.

MÉMOIRE DE M. Y. DELAGE SUR LA MATURATION CYTOPLASMIQUE CHEZ LES ECHINODERMES

Fig. 1. Evolutions parthénogenétiques expérimentales chez *Strongylocentrotus*, p 319.

MÉMOIRE DE M. P. VIGNON SUR LES ÉPITHÉLIUMS

Fig. 1. — Rapports des cils et de la bordure en brosse, 512.
2. — Diverses interprétations relatives au plateau cilié, p. 515.
3. — Les cils et les formations pariétales, p. 519.
4. — Bordure en brosse et zone intracytoplasmique striée, p. 547.
5. — Les diverses théories relatives à la sécrétion par boules sarcodiques, p. 552.
6. — Zone adorale de *Spirostomum* et de *Stentor*: trochophore d'*Eupomatus*, 577.

MÉMOIRE DE M. O. DUBOSCQ SUR L'ÉVOLUTION DES TESTICULES DE LA SACCULINE

Fig. 1. — Portion d'une coupe transversale de la région postérieure du testicule, N. et R., p. XX.
2. — Evolution de la lignée séminale, N. et R., p. XXI.
3. — Une cellule nutritive de la région moyenne du testicule, N. et R., p. XXIII.

MÉMOIRE DE M. P. BUJOR SUR L'ORGANISATION DE LA VÉRÉTILLE

Fig. 1. — Organisation générale du polypier et des Polypes, N. et R., p. LI.
2, 3, 4. — Spermatocytes, cellules épithéliales et nématocystes, N. et R., p. LVI.
5. — Cellules sensitives, ganglionnaires et épithélio-musculaires, N. et R., p. LVII.
6. — Cellules de l'œsophage, N. et R., p. LVIII.
7. — Cellules des filaments mésentériques et des parois génitales, N. et R., p. LIX.

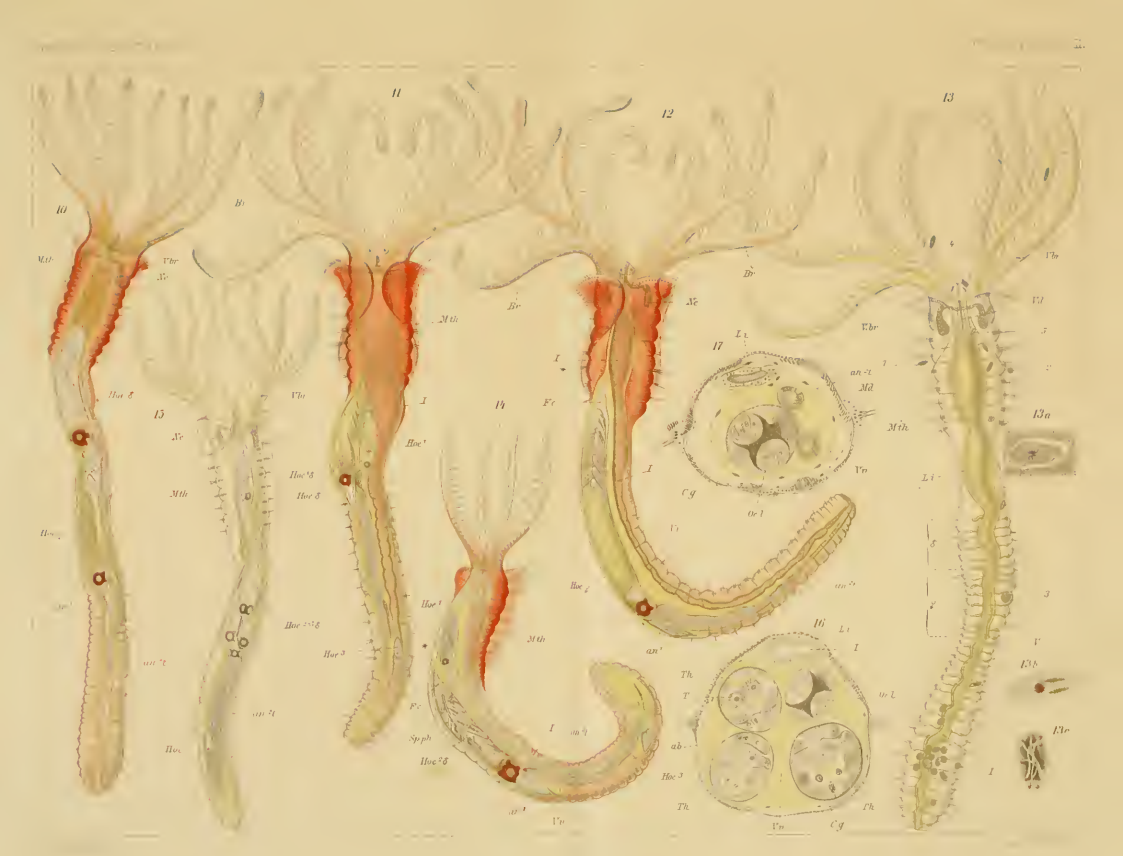
MÉMOIRE DE M. N. ZOLOTNITSKY SUR LES MŒURS DU « GIRARDINUS DECEMMACULATUS »

Fig. 1. — *Girardinus decemmaculatus*, mâle et femelle, N. et R., p. LXVII.

Société Anonyme des Imprimeries Gérardin, Versailles.

pg
pd
Br
r
f
l
lg
fr
ld
o
V
Zg
Zd
Y
Zd'
Zg
4
3
ld
lg
Zd
pd
pg
Zg
an
F
nf
Zd'
Zg'
Cas
C
or
Z
Z'
l
pr
T
P
5
lg
ld
Pr
m
F
I
II
III
d
7
V
Y
IV
V
VI
mc
6
I
I''
I'''
II
III
8
l
mc
h
b
a
I

L adulte pélagique et le Nauplius



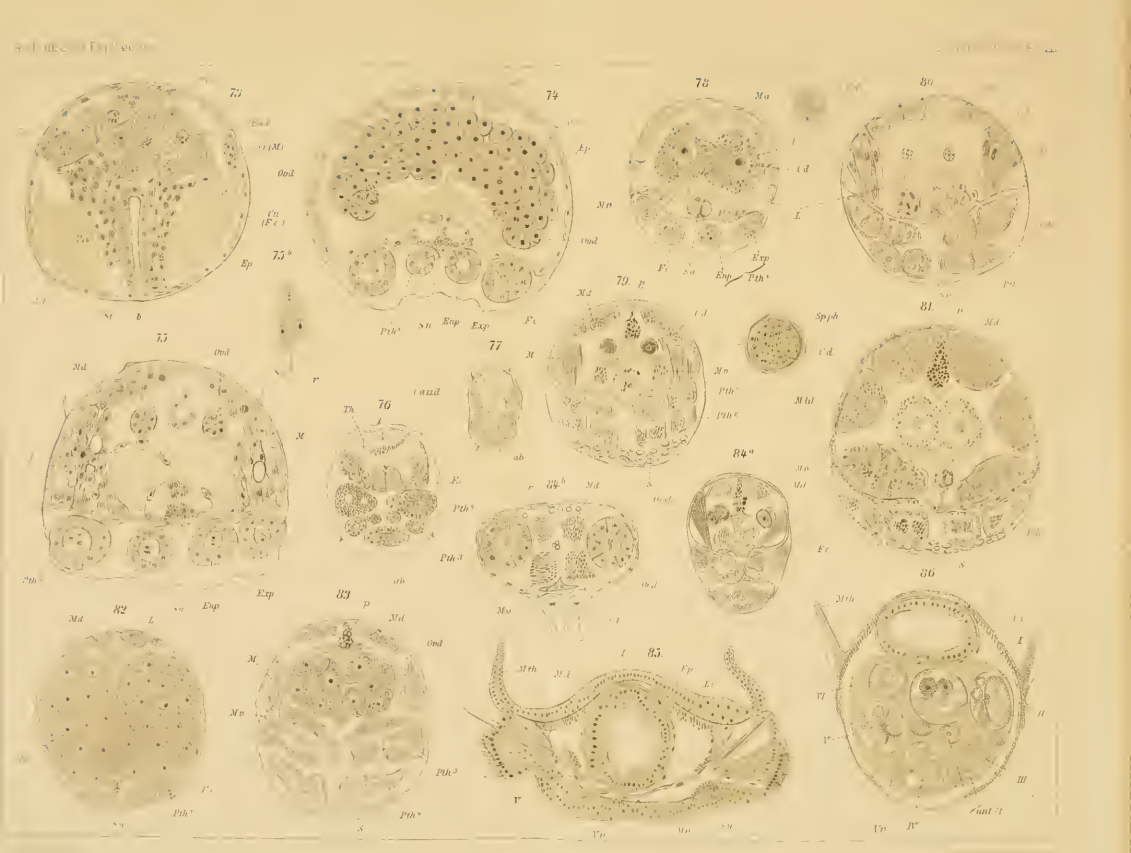
Le parasite et l'hôte.

Developpement.

Parasites âgés

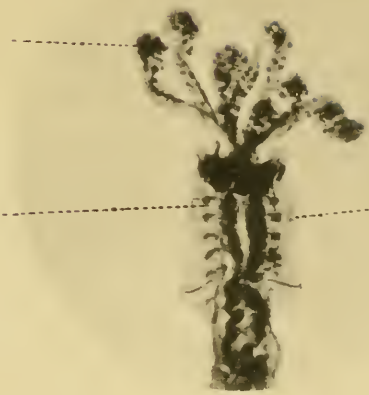
Embryons jeunes

Développement interne

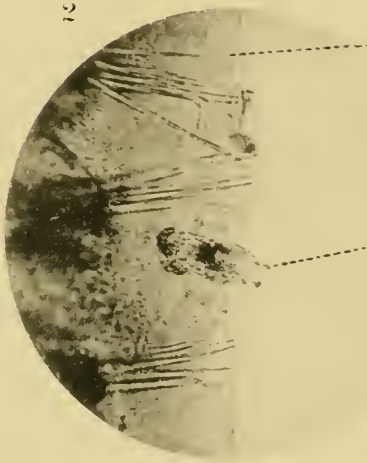


Développement et Organisation

1



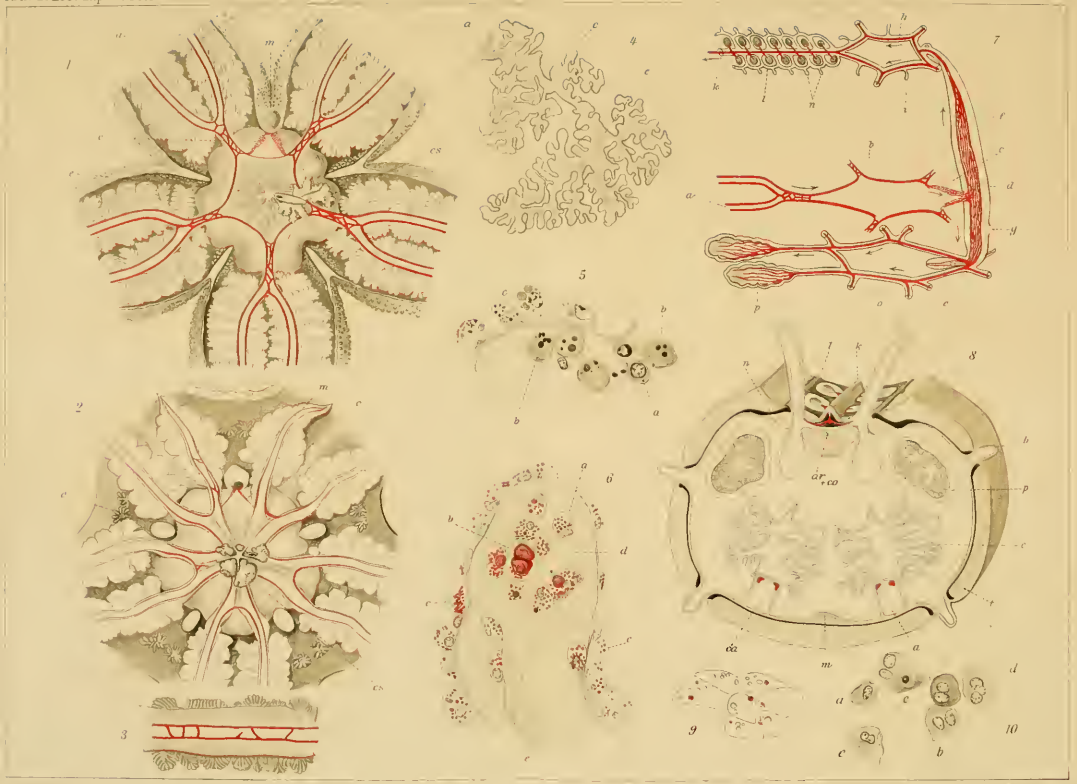
2



3

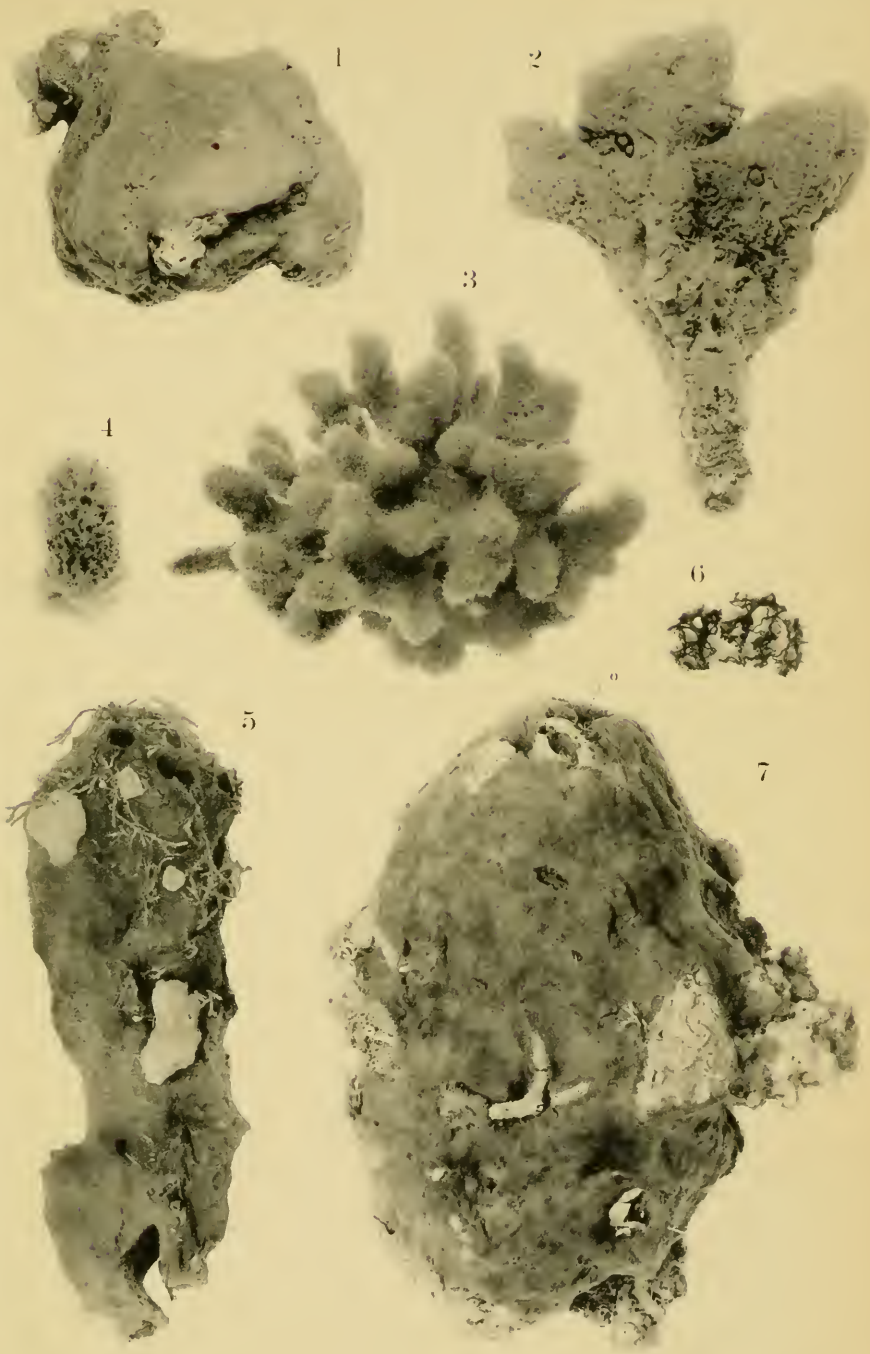
Microphotogr. A. Malaquin

Dr G. Pilarski imp.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
ar.co
ca

12.
oe
ge
et
md
md
m
21.
cp
ab.
d
ch
17.
f'
f''
es
in
13.
oe
d
ge
et
md
m
gs
23.
b
a
18
f'
f
15.
od
cbr
19
f
f''
14.
pz
co
gn
br
cbr
16.
os
ob
gn
22.
a
b
ch
20.
f

24.
a
a
b
b
dt
27.
cv
d
d'
md
md
c
md'
dt
290/1
26.
a
r
a'
b
d'
d
d
dt
460/1
25.
g
a
f
e
e
r
b
c
d
d
d'
d'
460/1
dt



E. Topsent phot. Dr G. Pilarski imp.

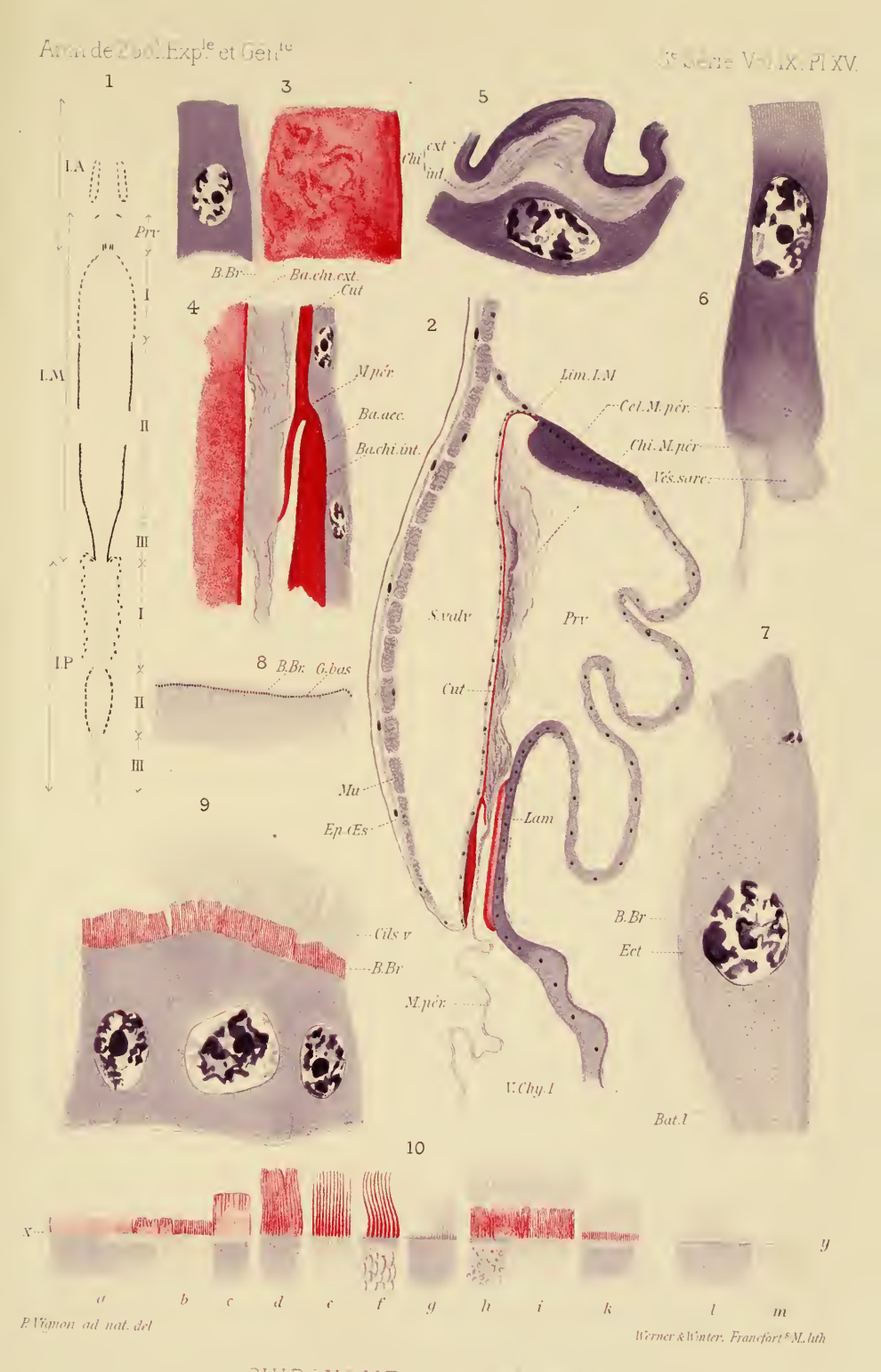
EPONGES DE LA CALLE

E. Topsent del.

E. Morieu, Gr.

ÉPONGES DE LA CALLE

Librairie C. Reinwald.



CHIRONOME (Intestin larvaire)

Librairie C. Reinwald.

P Vignon ad nat del.

CHIRONOME (Intestin larvaire)

Heliotypie E Le Deley. Paris

P. Vignon ad nat. del. VER A SOIE. Heliotypie E. Le Deley, Paris

P. Mignot ad nat. del.

TENEBRIO (Larve), CRUSTACÉS ISOPODES, PROTISTES.

Heliotype E. Le Deley. Paris

P. Vignon ad nat. del.

VERS, CŒLENTÉRÉS

Héliotypie E. Le Deley. Paris

P Vignon ad nat del

SEICHE (Embryon)

Heliotypie E Le Deley. Paris

P Vignon ad nat. del

MOLLUSQUES

Heliotypie E Le Deley, Paris

P Vignon ad nat. del

MOLLUSQUES. TUNICIERS (Tube digestif)

Héliotipie E Le Deley. Paris

P. Vignon ad. nat. del.

Heliotypie E. Le Deley, Paris

TUNICIERS (Pharynx)

P. Vignon ad nat. del.

TRITON, GRENOUILLE.

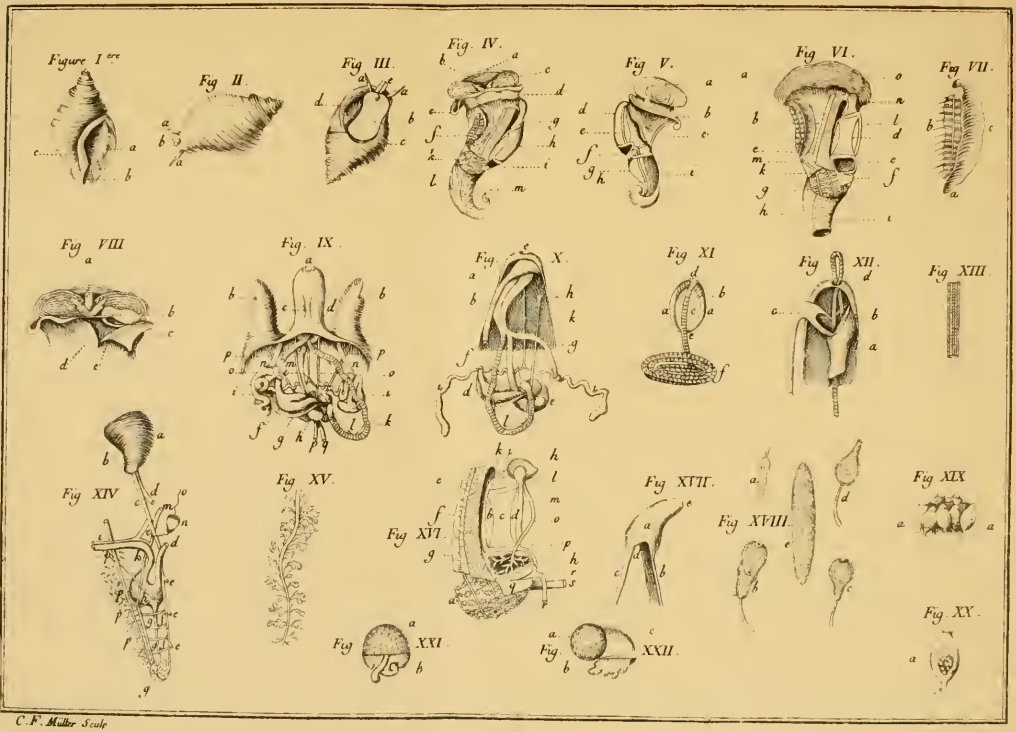
Heliotype E. Le Deley. Paris

P Vignon ad nat. del

GRENOUILLE, SALAMANDRE, SOURIS, AMPHIOXUS

Héliotypie E. Le Deley. Paris

KORT
over
SÖNDMØR
VESTER-HAVET
NORD-
ØERNE
SØR-
ØERNE
BREESUND
Haröe
Stat-Hav
Vandelvs-Gab
STAT
LAND
HAREID
LAND
STOR-FIORD
SÖKELV
FIORD
STORDAL
ROMSDALS-FIORD
ROMSDALEN
EN PART AF NORD-FIORD
EN PART AF ROMSDALEN
STRAND
SYN
DELV
NORDAL
Lang-Fieldene
Floe-Field
Langedal
Kiobsted
Gaard
Kirke og Capell
Alfar Vey
Norske Mile



C.F. Müller Sculp.

MBL/WHOI LIBRARY
WH 17NA 4